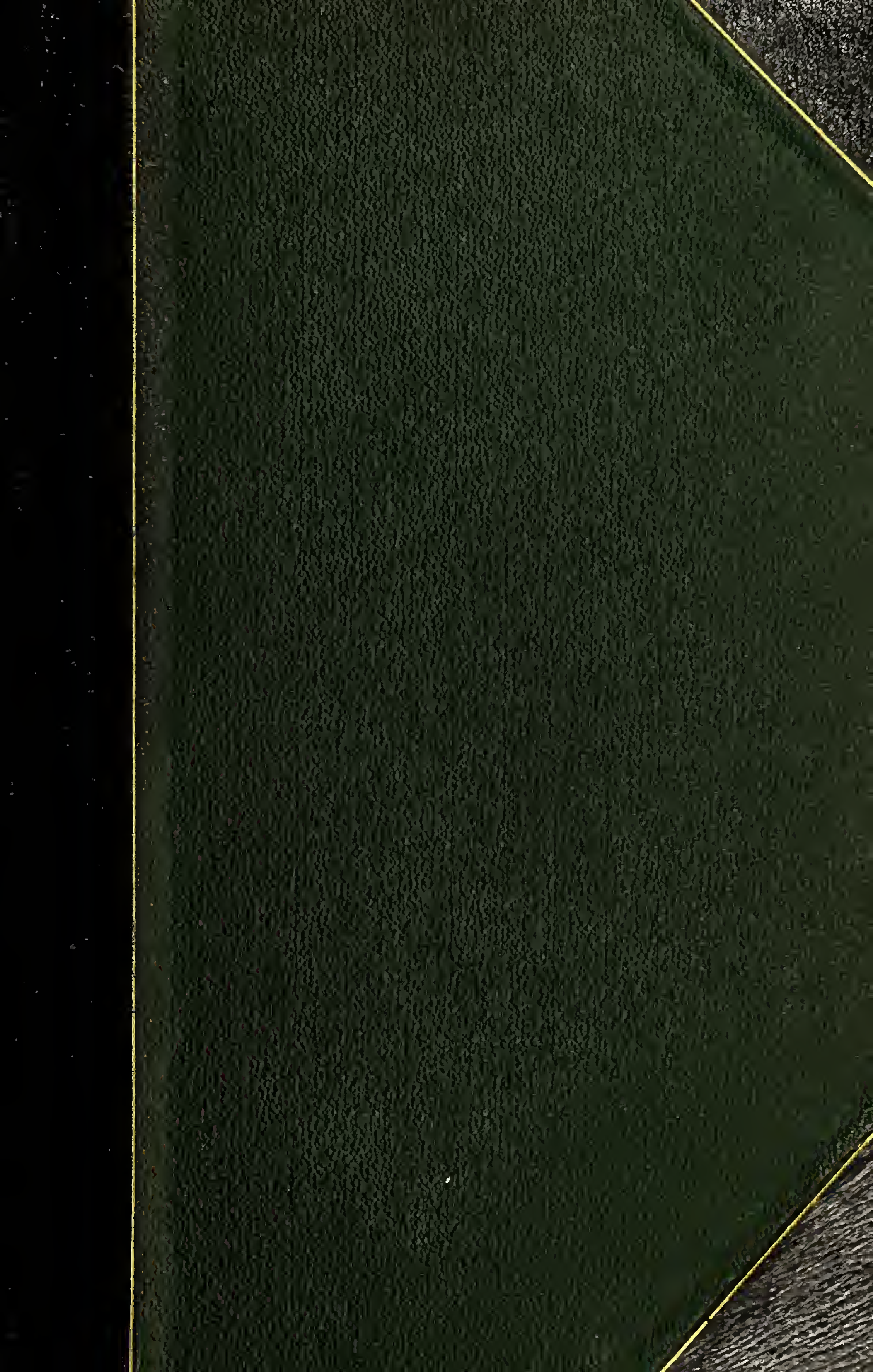


Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und Albert v. Kölliker

herausgegeben von

Ernst Ehlers

Professor an der Universität zu Göttingen

Achtundneunzigster Band

Mit 140 Figuren im Text und 30 Tafeln



LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1911

Inhalt des achtundneunzigsten Bandes

Erstes Heft

Ausgegeben den 23. Mai 1911

Seite

Emil Rohde, Histogenetische Untersnchungen. II. Ist die Chromatindiminution eine allgemeine Erscheinnng der reifenden Zellen bezw. der sich entwickelnden Gewebe, der Prozess der Reifeteilungen der Geschlechtszellen nur ein spezieller Fall dieses Vorganges und der definitive Verlust des Kernes bei den roten Blutzellen der Säuger das Endglied dieser Erscheinungsreihe? (Mit Tafel I—IV) 1
Heinrich H. Seidl, Beiträge zur Kenntnis centralasiatischer Tricladen. (Mit Tafel V—VII) 31
Richard Vogel, Über die Innervierung der Schmetterlingsflügel und über den Bau und die Verbreitung der Sinnesorgane auf denselben. (Mit 16 Figuren im Text und Tafel VIII—X) 68
Felix Rosen, Der Wimpertrichter der Lumbriciden. (Ein Beitrag zur Kenntnis der lymphoiden Organe.) (Mit 7 Figuren im Text und Tafel XI, XII) 135

Zweites Heft

Ausgegeben den 4. Juli 1911

Heinrich Rungius, Der Darmkanal (der Imago und Larve) von Dytiscus marginalis L. (Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers.) (Mit 74 Figuren im Text) 179
Gustav Fritsch, Beiträge zur Histologie des Auges von Pteropus. (Mit Tafel XIII) 288
Serge Kapzov, Untersuchungen über den feineren Bau der Cuticula bei Insekten. (Mit 3 Figuren im Text nnd Tafel XIV—XVI) 297

Drittes Heft

Ausgegeben den 1. August 1911

Seite

Iwan Sokolow, Über den Bau der Pantopodenaugen. (Mit 1 Figur im Text und Tafel XVII—XVIII) 339

Leopold Löhner und Heinrich Micoletzky, Über zwei neue pelagische Acölen des Golfes von Triest. (Convoluta pelagica und Monochoerus illardatus.) (Mit 6 Figuren im Text und Tafel XIX, XX) . 381

Karl Zick, Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklungsgeschichte der Genitalorgane bei Lepidopteren. (Mit 24 Figuren im Text und Tafel XXI XXII) 430

Hch. Stauffacher, Neue Beobachtungen auf dem Gebiete der Zelle. Eine Ergänzung zu: »Beiträge zur Kenntnis der Kernstrukturen«. (Mit 5 Figuren im Text und Tafel XXIII) 478

Viertes Heft

Ausgegeben den 10. Oktober 1911

V. Faussek, Vergleichend-embryologische Studien. (Zur Frage über die Bedeutung der Cölomhöhlen.) (Mit Tafel XXIV—XXVII). 529

Hermann Pointner, Beiträge zur Kenntnis der Oligochaetenfauna der Gewässer von Graz. (Mit 3 Figuren im Text und Tafel XXVIII und XXIX) 626

Helene Schereschewsky, Struktur und Bildung der Bruttaschen bei Cyclas cornea L. (Mit 1 Figur im Text und Tafel XXX) 677

Histogenetische Untersuchungen.

Von

Prof. Dr. **Emil Rohde**

(Breslau).

II.

Ist die Chromatindiminution eine allgemeine Erscheinung der reifenden Zellen bzw. der sich entwickelnden Gewebe, der Prozeß der Reifeteilungen der Geschlechtszellen nur ein spezieller Fall dieses Vorganges und der definitive Verlust des Kernes bei den roten Blutzellen der Säuger das Endglied dieser Erscheinungsreihe?

Mit Tafel I—IV.

Inhalt.

Seite

Einleitung 1
Blut 3
Centralnervensystem 9
Dotter 16
Zusammenfassung und Allgemeines 23
Erklärung der Abbildungen 29

Einleitung.

Boveri hat zuerst auf die merkwürdige Tatsache aufmerksam gemacht, daß bei der Entwicklung des befruchteten Eies von *Ascaris megalocephala* das Chromatin der somatischen Zellen stark verringert wird, indem die verdickten Enden der Chromosomen abgestoßen werden, eine Zeitlang in der Zelle als stark chromatische Stücke neben dem Kern erhalten bleiben, schließlich aber verschwinden und wahrscheinlich sich auflösen. Dagegen bleibt bei den Urgeschlechtszellen sowie bei den aus diesen sich ableitenden Oocyten und Spermatocyten das Chromatin unverändert, hier werden die Enden der Chromosomen nicht abgestoßen. Boveri nannte den bei den somatischen Zellen sich abspielenden Vorgang Chromatindiminution. Ganz gleiche Verhältnisse wurden später bei *Ascaris*

lumbricoides beobachtet. Auch hier werden bei der Entwicklung der somatischen Zellen die Enden der Chromosome abgestoßen. Dieselben Verhältnisse kehren im Grunde genommen bei *Dytiscus* wieder, aber nicht am Anfange der Keimbahn wie bei *Ascaris*, sondern am Ende derselben, nämlich bei der Bildung der Oocyten und der Nährzellen, insofern die Nährzellen wieder im Gegensatz zu den Oocyten einen Teil des Chromatins verlieren, wenn auch der Vorgang der Chromatindiminution sich im speziellen anders abspielt als bei *Ascaris*[1].

Wie Boveri betont, bleibt nur bei den Urgeschlechtszellen und den aus ihnen entstandenen Oocyten und Spermatocyten das Chromatin unverändert. Berücksichtigt man aber die bei der Reifung des Eies und bei der Entstehung des Sperma sich abspielenden Vorgänge, d. h. die charakteristischen Reifeteilungen, so spielt sich im wesentlichen auch hier derselbe Vorgang ab. Denn wir sehen, daß im Ei durch die Abstoßung der Richtungskörper eine starke Reduktion des ursprünglichen Chromatins erfolgt, und ebenso die Spermatozoen nur ein Viertel des Chromatins der Samenmutterzellen erhalten. Auch bei der Entwicklung der definitiven Geschlechtszellen erfolgt also eine Chromatindiminution. Zwar nimmt man heute ziemlich allgemein an, daß hier lediglich aus dem Grunde eine Chromatinreduktion eintritt, damit nicht durch die Vereinigung von Ei- und Samenzelle eine Summierung der Erbsubstanzen, d. h. eine Verdoppelung der konstanten Chromosomenzahl erfolgt. Bei dieser Auslegung der Befunde handelt es sich aber lediglich um eine Hypothese, welche denen, die sie aufgestellt haben, zweifelsohne alle Ehre macht, aber in ihrer Richtigkeit durch viele gewichtige Beobachtungen stark in Frage gestellt wird, wie Fick in seinem kritischen Referat nachweist. Ich komme auf diese Verhältnisse im allgemeinen Teil noch zurück.

Aufgabe dieser Arbeit ist, zu zeigen, daß die Chromatindiminution in der Histogenese ein weit verbreiteter Vorgang ist und bei sehr vielen Geweben vorkommt. Ich habe von den verschiedensten Wirbeltieren, von den Haien aufwärts bis zum Menschen (Haie, Knochenfische, Amphibien, Reptilien, Vögel, Säuger) Embryonen sehr verschiedener Stadien und fast alle Gewebe (Blut, Rückenmark, Hirn, Auge, Dotter, Furchungszellen, Muskel, Knorpel, Chorda, Darm) untersucht und bin auf sehr eigenartige Kernbildungen aufmerksam geworden, welche stark einerseits an Boveris Chromatindiminution

[1] Vgl. Näheres über die Chromatindiminution bei Boveri: Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkernes. Jena 1904.

der somatischen Zellen, anderseits an die Reifeteilungen der Geschlechtszellen erinnern und sich mit diesen zusammen, wie wir sehen werden, von einem einheitlichen Gesichtspunkte aus betrachten lassen.

Bei meinen Untersuchungen standen mir wieder die vorzüglich konservierten Schnittserien des verstorbenen Prof. SCHAPER[1] und ausgezeichnet in Sublimat gehärtete eigne Schnittpräparate zur Verfügung.

Blut.

Untersucht wurden Haie, besonders *Mustelus* (sieben Stadien, von 6 mm bis 35 mm), *Trutta*, die allerverschiedensten Entwicklungsstadien von *Rana* und *Triton*, *Necturus* (zwei Stadien), *Lacerta*, Hühnchen (vier Stadien), Schwein (sechs Stadien), Maus, Pferd (zwei Stadien), Mensch (fünf Stadien von 35—155 mm).

Über meine eingehenden Blutuntersuchungen habe ich die Absicht später in einer ausführlichen Arbeit zu berichten, ich will dieselben in dieser Arbeit nur insoweit berücksichtigen, als sie für das vorliegende Thema von Interesse sind.

Die kernhaltigen Blutzellen der niederen Wirbeltiere gehen in ihrer Entwicklung auf »Urblutzellen« zurück, welche durch großen Kern mit locker gefügtem Chromatin und verhältnismäßig kleinem Plasmaleibe gekennzeichnet sind. Im Gegensatz zu diesen enthalten die definitiven Blutzellen einen kleinen, stark chromatischen und oft fast homogenen Kern, der von einem verhältnismäßig sehr großen Zellleib umhüllt ist. Der Übergang zwischen beiden Blutzellarten wird durch Abstoßung von Kernsubstanz gekennzeichnet.

Als Beispiel nehme ich *Necturus*, der besonders große Blutzellen besitzt. Bei Larven von 12 mm (Fig. 1) enthält das Blut nur Urblutzellen, der große Kern erscheint auf Schnitten deutlich gekörnt oder körnig fädig, seltener kugelig und glattrandig (Fig. 1 *B*), meist unregelmäßig konturiert und in Zacken oder Fortsätze ausgezogen (Fig. 1 *E—H*), der ihn umhüllende Zellleib ist meist nur schmal (Fig. 1 *B*), frei von Hämoglobin und oft noch von Dotterkügelchen (*dk*) erfüllt. Sehr häufig begegnet man Karyokinesen (Fig. 1 *D*), und die Fortsätze der ruhenden Kerne sind vielleicht zum Teil auf eben beendete Karyokinesen zurückzuführen. Die Kernfortsätze schnüren sich oft ab und liegen dann als kleine, mehr oder weniger kugelige Stücke (Fig. 1 *kk*) in der Einzahl oder zu mehreren neben dem Kern oder treten aus

[1] Vgl. Histogenetische Untersuchungen. I.

der Blutzelle heraus und erscheinen dann im Blut als kleine freie Kerne (z. B. Fig. 1 *C*) neben den typischen großen Blutzellen.

Ganz anders als die Urblutzellen sind die definitiven Blutzellen (Fig. 2), insofern sie einen meist lang gestreckten, scharf begrenzten, glattrandigen und fast homogenen stark chromatischen Kern (*ke*), der sich auch in einer andern Nuance als bei den Urblutzellen färbt, und einen sehr großen, stark hämoglobinhaltigen Zellleib aufweisen. Aber auch diese definitiven Blutzellen stoßen oft noch Teile (*kk*) ihres Kernes ab, die anfangs in der Zelle liegen bleiben und hier dann den Eindruck von Nebenkernen machen (Fig. 2 *A*), später aber die Blutzellen verlassen und wieder als freie Kerne im Blute auftreten (Fig. 2 *B*). Larven von 3 cm zeigen in ihrem Blute fast nur diese definitiven Blutzellen und nur noch selten Urblutzellen oder Übergänge zwischen beiden.

Eine sehr deutliche Abstoßung von Kernsubstanz habe ich ferner besonders deutlich bei den Blutzellen von *Mustelus*, namentlich bei Larven von 35 mm, getroffen (Fig. 3). Die Mehrzahl der Blutzellen erscheinen hier auf Schnitten kreisrund, scharf konturiert und fast homogen und enthalten einen centralen kleinen, kugeligen, glattrandigen Kern mit deutlichem Chromatingerüst (Fig. 3 *G*).

Neben diesen Blutzellen findet sich eine zweite Art, deren Kern stark exzentrisch liegt und deutlich kleine kugelige Chromatinstücke nach außen abschnürt (z. B. Fig. 3 *A* u. *B*), so daß man unwillkürlich an die Richtungskörperbildung der Eier erinnert wird. Die exzentrischen, Chromatin abschnürenden Kerne erscheinen teils ganz normal (Fig. 1 *A* u. *B*), teils lassen sie eine starke Veränderung erkennen, indem sie zackig und ganz verschwommen oder verwischt in ihrem Innern werden (Fig. 1 *C* u. *D*). Daß hier aber physiologische Erscheinungen und nicht etwa Kunstprodukte, hervorgerufen durch die Behandlung, vorliegen, beweist vor allem die vollständig unveränderte Struktur, die der Zellleib dieser mit exzentrischem Kern versehenen Blutzellen selbst bewahrt, und das ganz normale Aussehen der typischen Blutzellen in der nächsten Umgebung der chromatinabschnürenden Blutzellen.

Bisweilen werden übrigens die von den Kernen der zweiten Zellart sich ablösenden Chromatinstücke bei *Mustelus* nicht nach außen abgestoßen, sondern bleiben im Innern der Blutzellen als stark chromatische Kügelchen erhalten (Fig. 1 *H*), etwa ähnlich wie es von den Richtungskörpern der Bienen und andrer Insekten beschrieben worden ist.

Drittens trifft man auf diesen Stadien bei *Mustelus* Blutzellen mit ganz kleinem, sehr stark chromatischem und fast homogenem Kern. Ich glaube, daß wir es hier mit Zellen zu tun haben, deren Kern Chromatin abgestoßen hat und dann ins Innere der Zelle zurückgekehrt ist.

Schließlich begegnet man hin und wieder Blutzellen, welche im Begriff stehen ihren ganzen Kern auszustoßen. Man sieht den Kern dann oft noch zum Teil in der Zelle liegen, zum Teil über dieselbe weit hervorragen. Daneben trifft man Zellen, welche noch deutlich die Lücke zeigen, in der der Kern gelegen hat. Diese Lücke wird aber offenbar vom Plasma der Blutzellen regeneriert. Denn neben den kernhaltigen Blutzellen kommen auch ganz kernlose vor (Fig. 1 *F*), welche im übrigen aber in der Größe, der Gestalt und der Struktur des Zellleibes genau mit den typischen Blutzellen übereinstimmen. Wir stoßen hier also, wenn auch vereinzelt, auf Vorgänge, welche beim Blut der Säuger die Regel sind, wie wir gleich sehen werden. Auch nach andrer Richtung zeigt das Blut von *Mustelus* interessante Anklänge an die Blutentwicklung der Säuger, worauf ich aber diesmal noch nicht näher eingehen will.

Auch die kernlosen Blutzellen der Säugetiere entstehen aus Urblutzellen, welche durch großen Kern und schwachen Zellleib gekennzeichnet sind. Der Übergang der ersteren in letztere wird durch ein kernhaltiges Stadium vermittelt, sehr ähnlich den eben beschriebenen Blutzellen von *Mustelus* (Fig. 3), insofern die hierher gehörigen Blutzellen, d. h. die Erythroblasten, eine rundliche Form und großen Zellleib, dagegen einen kleinen Kern besitzen, der wieder bald deutlich strukturiert, bald fast homogen und sehr stark chromatisch ist. Gewisse Entwicklungsstadien der Säuger enthalten fast nur solche Erythroblasten. Das Blut dieser Embryonen erinnert dann ungemein an das Blut von *Mustelus*. Während aber die Ausstoßung des Kernes bei *Mustelus* zu den Ausnahmen gehört, wird sie hier zur Regel. Öfter werden wieder nicht die ganzen Kerne ausgestoßen, sondern nur kleine Stücke derselben, wie wir dies schon bei *Mustelus* kennen gelernt haben. Diese abgestoßenen Kerne, bzw. Kernstücke erscheinen dann wieder als kleinere oder größere freie Kerne neben den kernhaltigen Erythroblasten oder kernlosen definitiven Blutzellen. Öfter begegnet man in Embryonalstadien mit noch überwiegend kernhaltigen Blutzellen ganz kleinen kernhaltigen Zellformen, die oft nicht so groß sind als der Kern der Erythroblasten allein. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß bei Ausstoßung des Kernes, bzw. der

Kernstücke, Plasma von den Erythroblasten mit abtritt und so zellartige Bildungen von sehr geringen Dimensionen zur Entstehung kommen, ähnlich wie die Richtungskörper.

Rindfleisch[1] und Ehrlich[2] lassen aus den freien Kernen allein neue Zellen hervorgehen. Wenn man bedenkt, wie schwer es oft ist bei den Lymphkörpern einen Zellleib nachzuweisen, so ist vielleicht auch diese Auffassung nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen, worüber ich an andrer Stelle mich noch ausführlicher auslassen werde.

Die freien Kerne erscheinen ganz normal, deutlich strukturiert und oft in amitotischer Teilung, wie sie auch im Innern der Blutzellen bei ihnen häufig vorkommt.

In den älteren Embryonen kommen die kernlosen definitiven Blutzellen immer mehr zur Entwicklung, die kernhaltigen Vorstadien treten in gleichem Maße zurück.

Die Abstoßung von Kernsubstanz seitens der Erythroblasten der Säuger ist schon von verschiedenen Autoren beschrieben worden, und es wird heute von der Mehrzahl der Autoren angenommen, daß der definitive Verlust des Kernes bei den Säugern durch Ausstoßung, nicht durch Auflösung im Innern der Zelle erfolgt. Die vielen freien Kerne, welche man im Blut der Säugetierembryonen trifft, werden allgemein in diesem Sinne, d. h. als Abkömmlinge der Erythroblasten gedeutet. Dagegen ist die Ausstoßung von Chromatin aus den Blutzellen mit Dauerkern der niederen Wirbeltiere, wie ich sie oben für die *Mustelus*-Embryonen beschrieben habe, bisher nicht beobachtet worden, obwohl sie hier noch viel ausgebildeter als bei den Erythroblasten der Säuger ist. Ebensowenig ist bisher die Chromatindiminution der Urblutzellen, die wir bei *Necturus* kennen gelernt haben, gesehen worden. Wohl aber wird angegeben, daß sich bei den Blutzellen mit Dauerkern bisweilen neben dem Kern kleinere chromatische Stücke finden, wie ich sie ebenfalls für die *Mustelus*-Embryonen beschrieben habe. Sie werden im Sinne von Paranuclearkörpern gedeutet. Auch ganz kernlose Blutzellen sind schon für niedere Wirbeltiere beschrieben worden. Schließlich ist auch der Gegensatz zwischen den primären Blutzellen, die ich Urblutzellen genannt habe, und den definitiven Zellen von verschiedenen Seiten erkannt worden. So unterscheidet

---

[1] Rindfleisch, Über Knochenmark u. Blutbildung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVII. 1880.

[2] Ehrlich, Anämische Befunde. De- und Regeneration der roten Blutscheiben. Verh. der Ges. der Charité-Ärzte, Berlin 1880 u. Farbenanalytische Unters. zur Histol. u. Klinik des Blutes. I. Teil. 1891.

MINOT[1] sehr richtig vier verschiedene Zellformen: 1) junge Zellen mit wenig Plasma und großem Kern — diese ursprünglich einfachste Zellform findet sich bei keiner Tierklasse mehr als Dauerelement; 2) ältere Zellen mit mehr Plasma und granuliertem Kern — die Dauerform der Ichthyopsiden; 3) modifizierte Zellen mit viel Plasma und kleinerem dunklen Kern — die Dauerform der Sauropsiden; 4) die kernlose Zelle, die Dauerform der Säugetiere.

Diese verschiedenen Arten von Kernen werden als unreife und reife unterschieden. Besonders ALBRECHT[2] HOWELL[3] und WEIDENREICH[4] vertreten die Ansicht, daß der Kern erst in eine kleinere homogene Form, d. h. in den reifen Zustand übergeht, ehe er die Zelle verläßt.

Unwillkürlich wird man durch die an den Blutzellen sich abspielenden Reifevorgänge an die Reifeerscheinungen des Eies erinnert. Auch bei diesen unterscheiden wir ja eine unreife Form, welche einen großen Kern mit sehr lockerem Chromatingerüst, d. h. das Keimbläschen, enthält, und eine definitive Form, das reife Ei, mit sehr kleinem, stark chromatischem und fast homogenem Kern.

Um zum Schluß noch einige speziellere Angaben aus der Literatur zu berücksichtigen, so schreibt WEIDENREICH[4], welcher sich am eingehendsten mit dieser Frage beschäftigt hat, über den Zerfall der Blutzellkerne bzw. die Ausstoßung der Teilstücke derselben bei den Blutzellen der Säuger folgendes:

S. 396 »Ich neige nun zu der Ansicht, daß die Markzelle, die ich an andrer Stelle näher geschildert habe und die ich, wie dort ausgeführt, als die Mutterzelle der weißen Blutkörperchen betrachte, auch als das Zellelement anzusehen ist, aus dem die kernhaltigen roten Blutkörperchen hervorgehen« . . . . »Die Markzelle ist charakterisiert durch einen großen, meist runden Kern mit lockerem, chromatinarmem Gerüstwerk und deutlichem Nucleolus, der Zellleib ist im Verhältnis zum Kern schmal und fein granuliert (aber ohne EHRLICHsche Granulation). Der Beginn der Umformung zum farbigen Blutkörperchen

---

[1] MINOT, Zur Morphologie der Blutkörperchen. Anat. Anz. 1890. — Human Embryology. 1892. — Laboratory Text Book of Embryology. 1903.

[2] ALBRECHT, Über den Untergang der Kerne in den Erythrocyten der Säugetiere. 1902. München.

[3] HOWELL, The life history of the formed elements of the blood, especially the red blood corpuscles. Journ. of Morph. Vol. IV. 1891.

[4] WEIDENREICH, Die roten Blutkörperchen. II. MERKEL-BONNETS Ergebnisse. 1904.

äußert sich im Austritt des Nucleolus oder Verschwinden desselben und einem eigentümlichen Dichterwerden des Chromatingerüstes, so daß in einem bestimmten Stadium große Ähnlichkeit mit einem Lymphocytenkern besteht.«

S. 420, 421 »Ich schildere nunmehr genauer diese Vorgänge, wie ich sie beobachtet habe und die, wie ein Vergleich zeigt, sehr gut mit den vorliegenden Literaturangaben stimmen. Der große, meist kugelige chromatinreiche Kern, der aus der Uwandlung der indifferenten Mutterzelle hervorging, nimmt zunächst unregelmäßige Konturen an, es zeigt sich bald da, bald dort eine stärkere Hervorbuchtung, oft nur an einzelnen Stellen der Peripherie, oft an mehreren; die Vorbuchtungen werden stärker, so daß, wenn viele vorhanden sind, eine maulbeer- oder rosettenähnliche Form entsteht, bei dreien eine deutliche kleeblattartige Anordnung; bei zweien, d. h. eigentlich bei der Bildung einer »Vorbuchtung« kommt es zu biskuit- oder hantelähnlicher Gestaltung. Was nun die Größe dieser Sproßbildung angeht, so ist sie durchaus verschieden; meistens handelt es sich um ziemlich gleichgroße Elemente, manchmal beobachtet man aber auch bedeutend kleinere. Diese Sprossen schnüren sich weiterhin immer mehr ab, bis sie nur noch durch einen dünnen Stiel verbunden scheinen; schließlich reißt auch dieser, und damit sind an Stelle des einen Kernelementes mehrere getreten. War nun ein gleich großer Sproß gebildet worden, so entstand ein Körperchen mit zwei gleich großen Kernen, von denen jeder nur die Hälfte so groß ist als der ursprüngliche. Hatten sich zwei Sprossen gebildet, so wurde aus der einkernigen eine dreikernige Zelle; auch vier Kerne können so entstehen. Ist der abgetrennte Teil wesentlich kleiner, so erscheinen neben einem Hauptkern ein oder zwei mehr punktförmige Gebilde. Es kann nicht zweifelhaft sein, daß in der hier geschilderten Weise, also auf dem Wege der Sproßbildung und Fragmentierung, der ursprünglich einheitliche große Kern verkleinert wird«.

S. 422 »Die beiden Prozesse, die sich am Kern abspielen, bestehen also in einer Fragmentierung oder Zerschnürung des Kernes und in einer fortschreitenden Verwischung des Chromatingerüstes.«

S. 421 »Ich finde diese Vorgänge am besten bei Howell (1890) und Albrecht (1902) beschrieben, die beide zwischen ‚unreifen‘ und ‚reifen‘ Kernen unterscheiden; unter unreifen Kernen werden die verstanden, in welchen sich die geschilderte Umwandlung noch vollzieht, reif sind die, in denen der Prozeß bereits beendet ist. Daß es bei diesen Veränderungen zu einer vollständigen Homogenisierung käme,

so daß der Kern als ein in allen Teilen gleichmäßig dichtes und gefärbtes Gebilde erscheint, konnte ich nicht beobachten; in gut fixierten und gefärbten Präparaten ließen sich stets, wenn auch spärlich, noch ‚Strukturen' erkennen, die im Nachweis großer oder kleiner, zahlreicher oder geringer hellerer Stellen und Flecken in der sonst verwaschenen Chromatinmasse bestehen.«

S. 432 »Außer durch die Untersuchungen am frischen Objekte habe ich mich aber auch an Schnittpräparaten von sehr gut fixiertem Material davon überzeugt, daß Kernaustritt vorkommt.«

S. 433 »Ich komme also zu dem Ergebnis, daß der Kernaustritt ein durchaus normaler Prozeß ist, durch den das kernhaltige rote Blutkörperchen zum kernlosen wird.«

S. 434 »Meine Ansicht stimmt mit der letztgenannten Albrechts überein. Die Ausstoßung der Kernfragmente tritt ein, wenn dieselben ein bestimmtes morphologisches Bild geben, d. h. verklumpt und homogen sind (daß das eine Folge oder eine Begleiterscheinung auch chemischer Umsetzungen ist, dürfte sicher sein). Nun werden aber von diesen ‚Reifungsvorgängen' nicht nur die Kerne betroffen, sondern auch der Zellleib; sein Gehalt an Blutfarbstoff nimmt zu.«

Ganz ähnliche Vorgänge spielen sich bei den Blutzellen der niederen Wirbeltiere mit Dauerkern ab, wie ich für *Mustelus* geschildert habe. Nur besteht hier der wichtige Gegensatz, daß auch ganz normal bleibende Kerne Kernsubstanz abschnüren, bzw. nach außen abstoßen, diese Kerne bleiben offenbar erhalten. In andern Fällen verwischt sich auch bei *Mustelus* das Chromatingerüst der Kerne, welche Kernsubstanz abstoßen. Diese Kerne gehen wahrscheinlich ganz zugrunde, wie dies bei den Kernen der Blutzellen der Säugetiere allgemein der Fall ist. Denn auch im Blut von *Mustelus* kommen ja ganz kernlose Blutzellen von normalem Aussehen vor.

Centralnervensystem.

Durchmustert man aufmerksam Schnittserien von Wirbeltierembryonen, so begegnet man im Centralnervensystem sowie im Auge der verschiedensten Entwicklungsstufen eigenartigen Kernverhältnissen, welche teilweise an die eben beschriebenen Befunde der Blutzellen erinnern und sich anderseits, wie wir sehen werden, mit der Chromatindiminution im Sinne Boveris sowie mit den Reifeteilungen der Geschlechtszellen vergleichen, bzw. durch einen solchen Vergleich sich am ehesten erklären lassen.

Ich habe die einschlägigen Verhältnisse besonders bei *Amblystoma* studiert. Hier standen mir von den SCHAPERschen Schnittpräparaten vier verschiedene Entwicklungsstufen (nämlich Embryonen von 4,5, 6,5 mm und ein ganz junges Entwicklungsstadium mit eben geschlossenem Medullarrohr) zur Verfügung, welche sämtlich tadellos konserviert und gut gefärbt waren. In allen drei Stadien trifft man im Centralnervensystem sowie im Auge zwischen den großen Nervenkernen [1] kleine stark chromatische, meist mehr oder weniger kugelige Bildungen von nucleolenartigem Aussehen (Fig. 4). Bei mittelstarker Vergrößerung erscheinen sie homogen, bei starker Vergrößerung zeigen sie oft deutliche Strukturen der mannigfachsten Art. Wie ich gleich vorausschicken will, handelt es sich um kleine Kerne, nicht um wirkliche Nucleolen. Nucleolen trifft man sehr oft innerhalb der Nervenkerne, sie haben aber einen wesentlich andern Bau (vgl. z. B. Fig. 7 bei *nk'*), insofern sie erstens bedeutend heller und zweitens in der Regel sehr scharf und dunkel umrandet und durchschnittlich viel kleiner als die zwischen den Nervenkernen befindlichen »chromatischen Kugeln« sind, wie ich die kleinen nucleolenartigen Kerne zwischen den großen Nervenkernen der Kürze halber fernerhin stets nennen will.

Die chromatischen Kugeln variieren stark in der Größe (Fig. 4) und erinnern an die freien Kerne des Blutes, die, wie wir im vorigen Kapitel gesehen haben, aus kernhaltigen Blutzellen ausgestoßen werden und in großer Menge neben den Blutzellen im Blut getroffen werden. Ich habe mir die Entstehung der chromatischen Kugeln lange nicht erklären können, bis mich eine sorgfältige Durchmusterung der Serien bei sehr starken Vergrößerungen auf den richtigen Weg brachte.

Im embryonalen Centralnervensystem kommen, wie bekannt, sehr viel Karyokinesen vor. Durchmustert man diese bei starken Vergrößerungen genauer, so überzeugt man sich (Fig. 5—8 bei *K*), daß von ihnen größere oder kleinere Kugeln (*ch.k*) bald in der Einzahl, bald zu mehreren sich ablösen, die genau mit unsern chromatischen Kugeln in ihrem chromatischen Verhalten, wie besonders in ihrer Struktur übereinstimmen, und, wie ich gleich vorausschicken will, diesen identisch sind. Das Centralnervensystem ist meist stark von Pigment durchsetzt. In der Umgebung der karyokinetischen Figuren

[1] Nervenzellen bzw. Ganglienzellen sind in der Umgebung der Nervenkerne auf diesen Stadien nicht zu unterscheiden, worauf ich schon früher (Histogen. Untersuch. I) aufmerksam gemacht habe und an andrer Stelle noch ausführlich zurückkomme.

sammeln sich diese Pigmentkörnchen oft massenhaft an und bilden deutlich hervortretende Scheiden, *Pgsch* (Fig. 6, 7 bei *K*), welche die in Karyokinese befindlichen Kerne gegen die Umgebung abschließen. Sehr oft sieht man nun die chromatischen Kugeln im Innern dieser Scheiden (*Pgsch*), und zwar auf allen Stadien der Ablösung von den karyokinetischen Figuren (Fig. 6, 7). Schon diese Befunde machen es zweifelsohne, daß unsre chromatischen Kerne Abschnürungsprodukte der großen Nervenkerne sind. Vollauf bestätigt wird die Zusammengehörigkeit der chromatischen Kerne und der von den karyokinetischen Figuren sich ablösenden Kugeln durch ihren übereinstimmenden feineren Bau, wie wir bei genauer Betrachtung der Figuren sehen werden.

Während in den bisher geschilderten Fällen sich ähnlich, wie wir es bei den Blutzellen kennen gelernt haben, kleine kugelige Stücke von den großen Kernen ablösen, nur mit dem Unterschiede, daß bei den Blutzellen dabei keine Karyokinesen zu beobachten sind, zerfallen in andern Fällen die in Karyokinese befindlichen Nervenkerne vollständig in kleinere Tochterkerne; während in dem ersteren Falle ferner die zur Ablösung kommenden kleinen Teilstücke als mehr oder weniger homogene oder fein gekörnte Kugeln erscheinen, zeigen die Tochterkerne des zweiten Falles die Chromosomen in ihrem Innern deutlich erhalten. So erkläre ich mir wenigstens die chromosomenhaltigen verschieden großen Bläschen achromatischer Substanz (*ch.k*), die in Fig. 11 und 12 zwischen den Nervenkernen (*nk*) auftreten und auf Schnitten häufig getroffen werden. Sie erinnern teils an die Haeckerschen[1] Chromosomenbläschen der Radiolarien, teils an die Teilstücke des als Merokinesis[2] beschriebenen Kernteilungsvorganges bei Milbenblastomeren. Oft verbinden sich die Chromosomen in den Bläschen zu einem Netzwerk (vgl. bes. Fig. 12), in dessen bald kleineren, bald größeren Maschen dann die achromatische Substanz vacuolenartig hervorsticht. Ich möchte daher glauben, daß ein großer Teil der chromosomenhaltigen Bläschen allmählich in Nervenkerne übergeht, da ja auch sonst am Ende der Karyokinesen eine netzartige Anordnung der Chromosomen eintritt. Vielleicht gilt dasselbe auch in manchen Fällen von den chromatischen Kugeln, die sich als kleine Teilstücke von den in Karyokinese befindlichen Kernen ablösen. Ein Teil der chromosomenhaltigen

---

[1] Haecker, Über Chromosomen- und Sporenbildung bei Radiolarien. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1907.

[2] Merokinesis, ein neuer Kernteilungsmodus. v. Enzio Reuter. Helsingfors 1909.

Bläschen geht aber ebenso wie die Mehrzahl der chromatischen Kugeln wahrscheinlich zugrunde. Denn man beobachtet an ihnen Strukturen (Fig. 16 *a—c* u. 17), die nur als Auflösungserscheinungen gedeutet werden können und an die Auflösungsbilder der sog. Nucleolen der Amphibien erinnern, worüber ich weiter unten mich noch auslassen werde. Die Auflösung besteht im wesentlichen darin, daß die chromatischen Teile immer mehr schwinden und die achromatische Substanz stetig deutlicher zutage tritt. Zuletzt erscheint die chromatische Substanz nur noch als eine Kuppe, die an einem oder an zwei Polen der achromatischen Substanz aufsitzt, oder wie ein stärkerer oder schwächerer Ring, der die achromatische Substanz umhüllt. Oft sieht man der chromatischen Kugel einseitig eine Partie achromatischer Substanz anhängen (Fig. 15 *a—c*), welche dann wie eine Blase aussieht, die aus dem Innern der chromatischen Kugel herausquillt. Die achromatische Substanz selbst ist entweder feinkörnig, oder sieht feinlängsgestreift aus und macht häufig gar nicht den Eindruck, als ob es sich um ein dem Untergang bestimmtes Gebilde handelt.

Sehen wir uns jetzt nach dem eben gegebenen kurzen Überblick der Befunde die einschlägigen Figuren näher an!

Fig. 4 stellt ein Stück eines Längsschnittes durch die Retina eines *Amblystoma*-Embryo von 6,5 mm Länge bei schwacher Vergrößerung dar. Neben den großen Nervenkernen erblicken wir eine Anzahl stark chromatischer nucleolenartiger Kügelchen von sehr verschiedener Größe. Das sind meine chromatischen Kugeln. Im Centralnervensystem treten sie an vielen Stellen in gleicher Massenhaftigkeit und in gleicher Form auf, in andern Fällen sind sie spärlicher. Hier in Fig. 4 erscheinen sie bei der schwachen Vergrößerung fast homogen und ohne deutliche Strukturen in ihrem Innern.

Fig. 5 ist ebenfalls einem Schnitt durch die Retina eines *Amblystoma*-Embryo von 6,5 mm entnommen, aber bei sehr starker Vergrößerung wiedergegeben. Sie zeigt vier ruhende Nervenkerne *nk* und einen in Karyokinese befindlichen *K*. Dicht neben den Chromosomen des letzteren liegen zwei chromatische Kugeln, welche zweifelsohne Teilstücke des Nervenkernes darstellen, verschieden groß sind und in ihrem Innern körnige oder fädige Strukturen aufweisen. Außerdem enthält die Figur noch zwei größere chromatische Kugeln, welche ein dunkles Netz- oder Fadenwerk und zwischen diesen eine helle Zwischensubstanz, d. i. die achromatische Substanz erkennen lassen.

Fig. 6 demonstriert von demselben Embryo und bei derselben starken Vergrößerung, aber aus dem Gehirn, zwei Nervenkerne:

einen ruhenden *nk* und einen in Karyokinese begriffenen *K*. Beide sind von einem Kranz feiner Pigmentkörnchen umgeben. Innerhalb dieser oben erwähnten Pigmentscheide treten bei dem linken Kerne neben den Chromosomen wieder zwei chromatische Kugeln von verschiedener Größe auf, welche durch eine zarte achromatische Substanz miteinander verbunden sind.

Noch stärker ist die Pigmentscheide *Pgsch* in der Umgebung der karyokinetischen Figur *K* in Fig. 7 entwickelt, welche wiederum aus der Retina eines Embryos von 6,5 mm stammt und ebenfalls bei sehr starker Vergrößerung dargestellt ist. Auch hier liegt innerhalb der Pigmentscheide und dicht an den Chromosomen eine große chromatische Kugel mit feinkörniger Struktur. In einiger Entfernung von der karyokinetischen Figur links befindet sich neben einem rundlichen Nervenkern eine zweite kleinere chromatische Kugel. In den Nervenkernen selbst erblicken wir an verschiedenen Stellen, besonders deutlich bei *nk'* (rechts dicht neben der Karyokinese) Nucleolen, welche ein wesentlich andres Aussehen zeigen als die chromatischen Kugeln, vor allem viel kleiner, heller und durch eine dunkle schmale Randzone charakterisiert sind, ein Beweis, daß beide Elemente genetisch nichts miteinander zu tun haben.

Fig. 8, die gleichfalls einem *Amblystoma*-Embryo von 6,5 mm, aber dem Gehirn entstammt, zeigt bei sehr starker Vergrößerung eine Menge verschieden großer Nervenkerne von mannigfacher Gestalt, welche teils in Karyokinese sich befinden (*K*), teils im Übergang zum Ruhestadium stehen, aber noch eine Anzahl Chromosome aufweisen (*nk''*), teils das typische, durch Nucleolen und große Chromatinbrocken (Macrosomen, Nebennucleolen[1]) charakterisierte Aussehen ruhender Kerne (*nk*) zeigen. Links unten, dicht neben der karyokinetischen Figur *K*, treten drei sehr verschieden dunkle und strukturierte chromatische Kugeln auf. Derartige chromatische Kugeln sehr wechselnder Größe finden sich in der Fig. 8 noch an andern Stellen, sie lassen alle mehr oder weniger deutlich dunkle und helle Partien in ihrem Innern unterscheiden, einer derselben (*ch.k'*) hängt eine helle achromatische Substanz blasenförmig an, welche den Eindruck macht, als wenn sie aus dem Innern der chromatischen Kugel hervorgequollen wäre. Schließlich sieht man Kügelchen, z. B. bei *x*, welche das Aussehen und die Struktur der Nervenkerne zeigen, bald größer, bald kleiner sind und bisweilen den Nervenkernen dicht anliegen, stellenweise in einer Einbuchtung derselben, und den Anschein

[1] Vgl. Rohde, Untersuchungen über den Bau der Zelle. I. Kern u. Kernkörper. Diese Zeitschr. 1903.

erwecken, als ob sie sich von diesen losgelöst hätten, nur Teilprodukte von ihnen wären. Dasselbe gilt auch von den typischen chromatischen Kugeln, z. B. bei *z*.

Besonders tritt das letztere in der Fig. 9 hervor. Hier liegt eine große chromatische Kugel mit deutlichem dunklen Netzwerk und dazwischen befindlicher heller achromatischer Substanz in einer kleinen Einbuchtung eines großen Nervenkernes, der noch deutliche Chromosome in seinem Innern zeigt und offenbar im Begriff ist, in das Ruhestadium einzutreten. Solche Bilder trifft man öfter. Man darf in diesen Fällen wohl annehmen, daß die chromatische Kugel sich von dem Nervenkern während dessen Karyokinese losgelöst hat, und nur ein Teil des ursprünglichen Chromatins in den ruhenden großen Nervenkern übergegangen ist.

Fig. 10 rührt im Gegensatz zu den bisher beschriebenen Figuren von einem Embryo von 5 mm her. Wir treffen in ihr links oben zwei karyokinetische Figuren, welche den Eindruck machen, als wenn sie zusammengehören, d. h. Tochterkerne sind, die im Begriff stehen in das Ruhestadium überzugehen. Von der unteren Karyokinese lösen sich zwei kleine chromatische Kugeln ab. Unten in der Fig. 10 bei *ch.k''* erblicken wir eine große chromatische Kugel, welche in ihrem Innern Chromosomen zeigt, die sich netzartig miteinander verbinden, wie es von den Endstadien der Karyokinese bekannt ist. Zwischen dem Chromosomennetzwerk tritt die achromatische Substanz hervor, welche besonders an der einen Stelle mächtig entwickelt ist und hier als große helle Partie hervorsticht. Außer dieser mächtigen chromatischen Kugel kommen noch andre in der Figur vor, welche sehr verschieden groß sind, teils ein mehr oder minder deutliches chromatisches Netzwerk mit heller achromatischer Zwischensubstanz erkennen lassen, teils mit achromatischer Substanz besetzt sind, welche bald wie ein blasenförmiger Anhang der chromatischen Kugel *ch.k'*, bald wie eine achromatische Grundsubstanz erscheint, in der die chromatischen Kugeln oft zu mehreren eingebettet sind (bei *y*).

Fig. 11 und 12 gehören zu einem Embryo von 6,5 mm. An Stelle der bisher beschriebenen chromatischen Kugel erblicken wir in beiden verschieden große Bläschen, welche aus achromatischer Substanz bestehen und Chromosomen in wechselnder Zahl in ihrem Innern deutlich hervortreten lassen. Während die Chromosomen aber in Fig. 11 locker und scheinbar regellos angeordnet sind, haben sie sich in Fig. 12 zu einem Netzwerk enger verbunden, zwischen dem die achromatische Substanz vacuolenartig hervorsticht. Große Partien der Bläschen sind

ganz frei von diesem Chromosomennetzwerk und lassen darum die achromatische Substanz deutlicher zutage treten. Einige der Bläschen sind sehr klein und scheinen nur ein Chromosoma zu enthalten. Bei *m* gewinnt man den Eindruck, als wenn sich von dem großen Bläschen ein kleines abschnüren wollte. Wahrscheinlich sind die kleinen Bläschen mit nur einem Chromosoma solche Teilprodukte der größeren. (Ein Bläschen ganz ähnlicher Art wie die eben beschriebenen Bläschen mit Chromosomennetz stellt die große chromatische Kugel *ch.k''* in Fig. 10 dar, die ich oben beschrieben habe.) In Fig. 12 treten neben den Bläschen mit den deutlichen Chromosomennetzen noch mehrere kleinere chromatische Kugeln hervor, welche teilweise auch helle und dunkle Partien unterscheiden lassen. Einer derselben (bei *ch.k'*) hängt die achromatische Substanz wieder beutelförmig an.

Fig. 13—17 stellen eine Anzahl chromatischer Kugeln bzw. Bläschen von *Amblystoma* (6,5 mm) bei starker Vergrößerung dar, um einige Strukturen derselben noch deutlicher zu veranschaulichen.

Fig. 13 und 14 repräsentieren zwei chromatische Kugeln mit sehr deutlich hervortretendem Netzwerk, das an das Chromosomennetzwerk der Bläschen des zweiten Teilungsmodus erinnert und in seinen Maschen die achromatische Substanz vacuolenartig hervorleuchten läßt.

Fig. 15 *a*, *b*, *c* beweisen, daß die beutelartigen Anhänge, die ich bei den chromatischen Kugeln oben beschrieben habe, nur Teile der achromatischen Substanz sind, welche aus der chromatischen Kugel hervorquillt.

Fig. 16 *a*—*c* und 17 sollen die oben als Auflösungserscheinungen gedeuteten Strukturen der chromatischen Kugeln, bzw. Bläschen erläutern. Die chromatischen Kugeln bzw. Bläschen bestehen vorwiegend aus achromatischer Substanz, die chromatische Substanz ist stark reduziert, sie erscheint in Fig. 16 *a* und *b* als zwei dunkle Kappen an entgegengesetzten Polen der Kugel, in Fig. 16 *c* dagegen als dunkle Randzone, die bei der großen Kugel, welche dicht am Nervenkern liegt, die ganze Kugel überzieht, bei der kleineren dagegen einen Halbmond bildet, und in Fig. 17 schließlich nur noch als membranartiger äußerer Abschluß der hellen Kugel. Die chromatische Substanz zeigt selbst in ihrem reduzierten Zustande häufig noch ein deutliches, von der achromatischen Substanz vacuolenartig durchsetztes Netzwerk, z. B. in Fig. 16 *a*, *b*, *c*.

Ganz ähnliche Auflösungserscheinungen, wie ich sie eben für die chromatischen Kugeln bzw. Bläschen beschrieben habe, zeigen in den Amphibieneiern die sog. Nucleolen, welche hier aber ebenfalls keine

echten Nucleolen, sondern Nucleinbildungen darstellen, d. h. gewissermaßen kleine Kerne in dem großen Keimbläschen, wie Carnoy, ich und Lubosch übereinstimmend nachgewiesen haben[1].

Dotter.

Gleich chromatische Kugeln, wie ich sie eben für das Centralnervensystem beschrieben habe, treten auch im Dotter junger Wirbeltierembryonen auf. Ich habe die diesbezüglichen Verhältnisse besonders bei *Amblystoma* und *Triton* genauer untersucht.

Gehen wir wieder von *Amblystoma* aus, so zeigt uns hier Fig. 18 Teile des Dotters eines Embryo von 5 mm im Querschnitt. Neben den typischen Furchungskernen (*Fk*) erblicken wir vier chromatische Kugeln *ch.k* von verschiedener Größe regellos eingestreut in den Dotter zwischen die Dotterkügelchen *dk* und die allenthalben hier auftretenden Pigmentkörncheu *Pg*. Die letzteren (*Pg*) haben die Neigung sich um die chromatischen Kugeln stärker anzusammeln. Die kleinste chromatische Kugel ist nicht größer als die großen Nucleolen der Furchungskerne (*Fk*), aber im Bau von den Nucleolen wesentlich verschieden, indem diese, genau wie wir es für die Nervenkerne kennen gelernt haben, viel heller und meist durch eine dunkle Randzone charakterisiert sind.

In Fig. 19 sehen wir bei *ch.k* drei chromatische Kugeln dicht beieinander, sie sind offenbar durch Teilung aus einer großen hervorgegangen; bei *ch.k'* tritt uns eine stark in die Länge gezogene chromatische Kugel entgegen, welche wahrscheinlich im Begriff ist, sich ebenfalls zu teilen. Solche Teilungen von chromatischen Kugeln trifft man oft, und zwar auf allen Stadien, und die Teilstücke selbst bald dichter zusammen, bald weiter voneinander entfernt.

In Fig. 20 liegt eine chromatische Kugel dicht an einem Furchungskern, in einer Einbuchtung desselben, d. h. sie befindet sich in demselben Lageverhältnis zum Furchungskern, wie wir die chromatischen Kugeln im Centralnervensystem zu den Nervenkernen getroffen haben, so daß man auch hier den Eindruck gewinnt, als wenn die chromatische Kugel genetisch mit den Furchungskernen in Zusammenhang stünde. Derartige Befunde sind ziemlich häufig.

Fig. 21 demonstriert zwei Furchungszellen, die aus der Zerklüftung des Dotters hervorgegangen sind. In der rechten liegt dicht

[1] Vgl. Näheres u. a. in meiner Arbeit: Untersuchungen über den Bau der Zelle. I. Kern und Kernkörper. Diese Zeitschr. 1903.

unter dem Furchungskern *Fk* eine chromatische Kugel, um welche sich die Pigmentkörnchen kugelförmig angesammelt haben, so daß das Bild einer kleinen Zelle entsteht, welche in der großen Furchungszelle zur Sonderung gekommen ist. Diese kleine »Pseudozelle« (*Psz*) enthält in ihrem Innern ferner eine Anzahl Dotterkügelchen, welche aber etwas kleiner und dunkler als die Dotterkügelchen der Furchungszellen sind, so daß die Pseudozelle doppelt scharf in der letzteren hervorsticht.

Fig. 22 *a*—*c* stellen drei Furchungszellen aus einer Schnittserie durch einen ganz jungen Embryo von *Amblystoma* dar: die rechte (Fig. 22 *c*) enthält einen typischen Furchungskern stark exzentrisch gelagert, die linke (Fig. 22 *a*) neben dem in Karyokinese befindlichen Furchungskern wieder eine Pseudozelle (*Psz*) in der Umgebung der chromatischen Kugel mit starker peripherer Ansammlung der Pigmentkörnchen, so daß das Bild einer Membran entsteht, welche die Pseudozelle scharf gegen die Furchungszelle abgrenzt. Ganz ähnliche membranartige, durch Pigment hervorgerufene Bildungen kommen übrigens auch bei den Furchungszellen selbst häufig zur Differenzierung, wie die Furchungszellen Fig. 22 *a*—*c* demonstrieren. Die mittlere Furchungszelle (Fig. 22 *b*) weist in ihrem Innern eine chromatische Kugel auf, eine Pigmentanhäufung um dieselbe fehlt aber ebenso wie eine Veränderung der Dotterkügelchen, so daß die chromatische Kugel in der Furchungszelle fast den Eindruck eines Zellkerns macht.

Die Furchungszelle Fig. 23 enthält neben dem typischen Furchungskern mit deutlichem hellen Nucleolus vier chromatische Kugeln: eine große und drei kleinere von verschiedenem Durchmesser, welche zweifelsohne durch Teilung aus einer großen hervorgegangen sind.

Die Pseudozellen (*Psz*), wie wir sie in Fig. 21 und 22 kennen gelernt haben, können sich vollständig vom Dotter bzw. den Furchungszellen abschnüren und erscheinen dann als ganz selbständige Bildungen. So zeigt uns Fig. 24 bei mittelstarker Vergrößerung neben zwei unvollständig zur Sonderung gekommenen Furchungszellen *Fz* mit je einem Furchungskern (*Fk*) fünf solcher freier Pseudozellen (*Psz*): bei den beiden linken von ihnen sind die chromatischen Kugeln im Innern deutlich sichtbar, bei den drei rechten dagegen vom Schnitt nicht getroffen, so daß die Pseudozellen ohne central chromatische Kugeln erscheinen.

In Fig. 25 und 26 sind zwei Pseudozellen mit exzentrischer chromatischer Kugel bei sehr starker Vergrößerung wiedergegeben, sie lassen deutlich die Dotterkügelchen und die dazwischen gelagerten Pigmentkörnchen erkennen. Fig. 25 entstammt einem jungen Entwicklungsstadium, Fig. 26 einem etwas älteren.

Bei schwächeren Vergrößerungen erscheinen die Dotterkügelchen im Innern der Pseudozellen als helle vacuolenartige Räume zwischen den Pigmentkörnchen, z. B. in Fig. 24.

In älteren Entwicklungsstadien scheinen die Pseudozellen im Dotter zu fehlen.

Ganz ähnliche Verhältnisse kehren im Dotter von *Triton* wieder.

Fig. 27 stellt ein Stück Dotter aus einem Querschnitt eines Embryo von 2,5 mm Länge dar. Entsprechend der Fig. 18 von *Amblystoma* enthält er außer den typischen Furchungskernen *Fk* mehrere chromatische Kugeln (*ch.k*) verschiedener Größe und Struktur: drei (*ch.k*) werden direkt vom Dotter umlagert, zwei sind in eine achromatische Substanz eingebettet, welche in dem einen Fall (*Psz*) die chromatische Kugel nach Art eines Zellleibes umhüllt — eine oft zu beobachtende Erscheinung —, im andern Falle (*ch.k'*) als Grundsubstanz erscheint, die beide chromatische Kugeln miteinander verbindet. (Ähnliche Verhältnisse der achromatischen Substanz habe ich oben schon für das Centralnervensystem beschrieben.) Genau wie im Dotter von *Amblystoma* treten in der Umgebung der chromatischen Kugel *ch.k'* Pigmentkörnchen in großer Menge auf, ebenso ist auch hier eine Veränderung der Dotterkügelchen zu konstatieren, d. h. sie werden wieder kleiner und erscheinen dunkler.

In der kleinen Dotterpartie der Fig. 28 liegt dicht neben dem Furchungskern *Fk* eine chromatische Kugel *ch.k* direkt dem Dotter eingelagert, ohne von Pigment umhüllt zu sein, und ohne daß eine Umwandlung derDotterkügelchen eingetreten wäre.

Fig. 29 zeigt neben einem großen Furchungskerne (*Fk*) drei chromatische Kugeln von wechselnder Größe: während die kleinste (*chk*) frei im Dotter liegt, hat die zweite (*Psz'*) wieder eine deutliche breite achromatische Hülle nach Art eines Zellleibes, in der Umgebung der dritten (*Psz*) fehlt die achromatische Substanz, dagegen hebt sich hier, ganz ähnlich wie bei den Pseudozellen von *Amblystoma*, eine Zone von kleinen und dunkleren Dotterkügelchen gegen den übrigen Dotter ab, um so schärfer als sie wieder durch das Auftreten von Pigment gekennzeichnet ist, so daß man auch hier schon den Eindruck einer Pseudozelle gewinnt.

Noch deutlicher tritt in Fig. 30 eine solche Pseudozelle (*Psz*) hervor, in derselben liegen aber mehrere chromatische Kugeln, eine große und drei kleine, die sich von der ersten zweifelsohne abgeschnürt haben, wie wir dies schon bei der sehr ähnlichen Fig. 23 für *Ambly-*

stoma angenommen haben. In kurzer Entfernung von dieser durch Pigment und kleine dunkle Dotterkügelchen gekennzeichneten Pseudozelle (*Psz*) liegen zwei Furchungskerne (*Fk*) dicht nebeneinander, welche offenbar durch Teilung aus einem gemeinsamen großen Mutterkern entstanden sind.

In Fig. 31 hat sich zwar Pigment (*Pg*) um die chromatische Kugel (*ch.k*) angesammelt, eine Veränderung der benachbarten Dotterkügelchen aber nicht stattgefunden.

Dagegen ist in Fig. 32 eine sehr deutliche Pseudozelle (*Psz*) zur Differenzierung gekommen, welche (ähnlich denen von *Amblystoma* in Fig. 24—26) scharf gegen den Dotter sich abhebt und durch sehr viel Pigment zwischen den dunklen Dotterkügelchen ausgezeichnet ist. Die chromatischen Kugeln selbst treten in der Vierzahl auf, eine große und drei kleine, welche durch eine gemeinsame achromatische Grundsubstanz verbunden sind und zweifelsohne wieder genetisch zusammengehören. Neben der Pseudozelle treffen wir einen Furchungskern *Fk*.

Ganz ähnlich gebaut ist die Pseudozelle (*Psz*) in Fig. 33. Bei ihr tritt die Veränderung der Dotterkügelchen besonders scharf hervor, dieselben sind viel kleiner und dunkler als die typischen Dotterkügelchen und von Pigment umhüllt, welches die Pseudozelle wieder doppelt scharf gegen den übrigen Dotter hervortreten läßt. Sehr stark ist hier die achromatische Substanz entwickelt, welche die beiden größeren chromatischen Kugeln einschließt; eine dritte sehr kleine chromatische Kugel von nucleolusartiger Form liegt außerhalb der achromatischen Substanz, zwischen den kleinen dunklen Dotterkügelchen der Pseudozelle. Außerdem kommen in der Figur noch drei Furchungskerne (*Fk*) vor.

Fig. 34 stellt zwei durch eine Membran scharf begrenzte Furchungszellen dar, welche aus der Zerklüftung des Dotters hervorgegangen sind: die rechte mit einem typischen Furchungskern (*Fk*), die linke mit zwei Pseudozellen (*Psz*), einer größeren mit vacuolisierter chromatischer Kugel im Innern und einer kleineren, in der die chromatische Kugel nicht vom Schnitt getroffen ist (vgl. die Fig. 22 *a*, 24—26 von *Amblystoma*).

Die Furchungszelle Fig. 35 zeigt neben dem Furchungskern (*Fk*) zwei verschieden große Pseudozellen (*Psz*) ohne chromatische Kugeln, die offenbar nicht im Schnitt liegen, ähnlich wie wir dies für *Amblystoma* in Fig. 24 rechts schon gesehen haben.

Während die bisher beschriebenen Figuren Schnitte des Dotters bei sehr starker Vergrößerung darstellten, zeigen die Fig. 36—39 Teile

des Dotters aus Schnitten bei nur mittelstarker Vergrößerung, um wieder noch einige Modifikationen der chromatischen Kugeln bzw. der Pseudozellen zu illustrieren.

Fig. 36 enthält neben drei typischen Furchungskernen (*Fk*) an drei Stellen chromatische Kugeln, bei *Psz* nur eine, bei *Psz'* zwei. In beiden Fällen hatten sich die Pigmentkörnchen in der Umgebung derselben angesammelt, ohne daß aber eine wesentliche Veränderung der Dotterkügelchen eingetreten ist. Dies ist aber bei *Psz''* der Fall, wo um die drei verschieden großen chromatischen Kugeln durch Anhäufung des Pigments und verändertes Aussehen sowie geringe Größe der Dotterkügelchen eine Pseudozelle entstanden ist, welche auf den ersten Blick fast den Eindruck eines Furchungskernes macht, so scharf hebt sie sich gegenüber dem andern Dotter ab.

In Fig. 37 sind die fünf chromatischen Kugeln, welche sehr verschieden groß und zweifelsohne durch Teilung aus einer größeren entstanden sind, ebenfalls von Pigment umhüllt. Auch die Dotterkügelchen haben sich in ihrer Umgebung verkleinert und verdunkelt, die Pseudozelle ist aber gegen den Dotter nicht scharf abgesetzt, sondern geht an den Rändern allmählich in denselben über.

Fig. 38 zeigt neben einem typischen Furchungskern (*Fk*) eine viel größere Pseudozelle (*Psz*), welche in ihrem Innern zwei chromatische Kugeln, eine größere und eine kleinere, enthält und sich besonders am unteren Teil mit ihrem Pigment und den kleinen dunklen Dotterkügelchen gegen den übrigen Dotter deutlich abhebt.

Fig. 39 weist vier Furchungskerne (*Fk*) und zwei chromatische Kugeln auf, von denen die linke (*ch.k*) dem Dotter direkt eingelagert ist, ohne Spur von Pigment und ohne Veränderung der Dotterkügelchen in ihrer Umgebung, während um die rechte sich eine Pseudozelle (*Psz*) zu bilden beginnt, die aber mit ihrem Pigment und Dotterkügelchen ganz allmählich nach außen in den typischen Dotter übergeht.

Im wesentlichen zeigt also der Dotter von *Triton* und *Amblystoma* übereinstimmende Strukturverhältnisse. Die Frage entsteht: Wie sind die Befunde zu deuten? Daß es sich nicht um Kunstprodukte handelt, beweist das Vorkommen ganz gleicher Strukturen bei so verschiedenen Tieren wie *Amblystoma* und *Triton* und bei den verschiedensten Entwicklungsstadien, ganz abgesehen davon, daß, wie schon oben betont, die Schaperschen Objekte tadellos konserviert waren, wie besonders an den typischen Furchungskernen zu erkennen ist. Im Central-

nervensystem hatten wir gesehen, daß die chromatischen Kugeln Abschnürungsprodukte der in Karyokinese befindlichen Nervenkerne sind. Die Fig. 22*a* von *Amblystoma* legt die Vermutung nahe, daß auch im Dotter die chromatischen Kugeln von Furchungskernen, die sich in Karyokinese befinden, ablösen und dann auf den umgebenden Dotter einen Einfluß ausüben, der zur Bildung der oben beschriebenen Pseudozellen führt. Im Centralnervensystem sahen wir die chromatischen Kugeln dem Nervenkern oft dicht anliegen, nicht selten in einer Einbuchtung desselben. Dasselbe kehrt im Dotter wieder, wie uns Fig. 20 lehrt. Wir können daher annehmen, daß auch in diesem Falle die chromatischen Kugeln im genetischen Zusammenhang mit den Furchungskernen stehen, d. h. daß sie sich während der Karyokinese von diesen abschnüren, und daß die Furchungskerne, denen die chromatischen Kugeln anliegen, bereits zum Ruhestadium zurückgekehrt sind, eine Auffassung, die im Centralnervensystem durch die Beobachtung nahe gelegt wurde, daß die Nervenkerne, in deren nächster Nähe chromatische Kugeln lagen, häufig noch vereinzelt Chromosomen in ihrem Innern erkennen ließen (Fig. 9). Die verschiedene Größe der chromatischen Kugeln erklärt sich wohl in vielen Fällen durch nachträgliche Teilungen, welche bei den chromatischen Kugeln nach ihrer Lostrennung von den Furchungskernen eingetreten sind, wie dies z. B. die Fig. 19 und 23 von *Amblystoma*, Fig. 30, 32 und 36—38 von *Triton* vermuten lassen.

Hier im Dotter geht zweifelsohne ein Teil der chromatischen Kugeln allmählich in die typischen Furchungskerne über, sie stellen also nur Jugendstadien von letzteren dar. Denn man kann häufig alle Übergänge zwischen beiden konstatieren, wie z. B. Fig. 27 deutlich demonstriert. Ein andrer Teil der chromatischen Kugeln, besonders die kleineren, die durch Abschnürung von den großen entstanden sind, geht ebenso sicher aber zugrunde.

Im Dotter sind Karyokinesen eine viel seltenere Erscheinung als im Centralnervensystem. Ich glaube daher, daß außer der Abschnürung von Karyokinesen noch ein andrer Modus der Entstehung der chromatischen Kugeln aus den Furchungskernen vorkommt, welcher an die Vermehrungsweise mancher Protozoen erinnert. Schaudinn gibt für verschiedene Protozoen, z. B. *Calcituba* an, daß sich das Chromatin in Form von mehr oder weniger kugeligen Klumpen an der Oberfläche des Kernes ansammelt, und diese Chromatinkugeln dann als Tochterkerne frei werden. Ganz ähnliche Befunde liegen im Dotter vor. Ich traf hier wiederholt Kernbilder von der Art, wie eins in

Fig. 40 für *Triton* wiedergegeben ist. Hier liegt im Innern einer großen, scharf begrenzten Furchungszelle ein großer Furchungskern, der sich vollständig in kugelige chromatische Kugeln aufgelöst hat. Ich habe nun den Eindruck gewonnen, daß ein Teil dieser chromatischen Kugeln, besonders die großen, zu den von mir beschriebenen frei im Dotter auftretenden chromatischen Kugeln werden und später zu Furchungskernen heranwachsen, während die kleineren Kügelchen wieder untergehen.

Ganz ähnliche Kernbilder, wie sie Fig. 40 von dem Dotter von *Triton* wiedergibt, habe ich übrigens bisweilen im Centralnervensystem von *Triton* beobachten können, und es ist daher nicht ausgeschlossen, daß auch die chromatischen Kugeln des Centralnervensystems zum kleineren Teil auf solche Weise aus den Nervenkernen hervorgehen.

Auch im Knorpel von *Necturus* begegnet man (Fig. 41) sehr häufig statt der typischen Knorpelkerne (*ke*) in den von den sog. Knorpelzellen eingenommenen Höfen chromatischen Kugeln (*ch.k*) von genau derselben Art, wie ich sie eben für das Centralnervensystem und den Dotter von *Triton* und *Amblystoma* beschrieben habe, bald in der Einzahl, bald zu mehreren nebeneinander und in Teilung begriffen. Wahrscheinlich entstehen sie hier in gleicher Weise wie im Centralnervensystem und im Dotter. Auch im Knorpel kann man zwischen den chromatischen Kugeln und den typischen Knorpelkernen alle Übergänge konstatieren, so daß wahrscheinlich auch hier die chromatischen Kugeln, wenigstens die größeren, nur Jugendstadien von Knorpelkernen darstellen, während die kleineren Kügelchen sicherlich wieder zugrunde gehen, also auch hier würde dann wieder eine Chromatindiminution eintreten. Die typischen Knorpelkerne liegen, von Plasma umgeben, in Höhlungen, die bald scharf begrenzt sind, bald ganz allmählich in die Grundsubstanz des Knorpels übergehen, d. h. nach ihr hin verdämmern. Genau derselben Art sind die Höfe um die chromatischen Kugeln. Übrigens sind auch in der Umgebung der chromatischen Kugeln öfter auf Schnitten krümelige Plasmareste zu konstatieren.

Außer im Knorpel kommen auch in der Muskulatur, der Chorda und dem Darm von Wirbeltierembryonen chromatische Kugeln vor, besonders diejenigen des Darmes weisen sehr interessante Verhältnisse auf, worüber ich an andrer Stelle noch berichten werde.

Zusammenfassung und Allgemeines.

Die Blutzellen der Wirbeltiere (Fig. 1—3), und zwar sowohl die Blutzellen mit Dauerkern als diejenigen mit vergänglichem Kern, machen einen ganz ähnlichen Reifeprozeß durch wie die Eier und lassen gleich den letzteren reife und unreife Zustände unterscheiden. Die unreifen Blutzellen, die Urblutzellen, enthalten, entsprechend dem Keimbläschen der Eier, einen verhältnismäßig sehr großen Kern (z. B. Fig. 1 *B*), der ein sehr lockeres Chromatingerüst hat, während der Kern der reifen Blutzellen (Fig. 2), entsprechend dem Eikern, d. h. dem Kern des reifen Eies, verhältnismäßig viel kleiner ist, ein sehr dichtes, stark chromatisches Kerngerüst besitzt und fast homogen aussieht. Beim Übergang des unreifen Zustandes in den reifen werden (Fig. 1, 3) bei den Blutzellen, genau wie bei den Eiern, von dem Kern Chromatinteile (*kk*) abgestoßen, welche entsprechend den Richtungskörperchen des Eies entweder aus der Blutzelle heraustreten und ihr dann noch längere Zeit außen anliegen oder im Innern der Blutzelle bleiben (z. B. Fig. 3 *H*) und hier wie die Richtungskörper der Eier der Bienen und vieler andrer Insekten dann als stark chromatische, oft kugelige Stücke neben dem Kern erscheinen, um erst später zu verschwinden. Bei den Blutzellen der Säuger geht der Prozeß der Chromatinabstoßung so weit, daß der ganze Kern verloren geht und die Blutzelle als kernlose Zelle weiter lebt. Die ausgestoßenen Kerne erscheinen als freie Kerne zwischen den Blutzellen.

Während die Blutzellen so in ihrer Reifung an die Eier erinnern, zeigen andre Gewebszellen in ihrer Entwicklung Erscheinungen, welche teils der Boverischen Chromatindiminution sehr nahe kommen, teils zu den Reifeteilungen der männlichen Geschlechtszellen ein Seitenstück liefern. Dies gilt besonders von den Nervenkernen des Centralnervensystems. Hier (Fig. 5—8) werden bei vielen Wirbeltierembryonen von den in Karyokinese (*K*) befindlichen Nervenkernen stark chromatische, mehr oder weniger homogene, meist kugelige Stücke (*ch.k*) abgeschnürt, welche zwischen die ruhenden Nervenkerne übertreten und hier als kleine nucleolenartige freie Kerne ähnlich den freien Kernen des Blutes erscheinen (Fig. 4).

In diesem Falle tritt also bei der Neubildung der Nervenkerne eine ausgesprochene Chromatindiminution ein.

Oft entsteht um die karyokinetischen Figuren eine Pigmentscheide. Dann liegen die chromatischen Kugeln, die sich von den karyokinetischen Figuren ablösen, im Innern derselben (vgl. z. B. Fig. 6, 7).

In andern Fällen (Fig. 11, 12) zerfällt der in Karyokinese befindliche Nervenkern, wahrscheinlich durch eine wiederholte Zweiteilung, in mehrere kleine Tochterkerne, welche aber nicht als homogene, stark chromatische Kugeln wie im ersten Falle, sondern als chromosomenhaltige Bläschen achromatischer Substanz (vgl. bes. Fig. 11) erscheinen und zum großen Teil zu jungen Nervenkernen heranwachsen, wobei ihre Chromosomen netzartig sich verbinden (vgl. Fig. 12), wie dies auch sonst am Ende der Karyokinesen oft vorkommt.

Diese Kernteilung würde also entfernt an die Reifeteilungen der männlichen Geschlechtszellen, d. h. an den Zerfall der Samenmutterzellen in Spermatozoen erinnern.

Ganz ähnliche Verhältnisse wie im Centralnervensystem treten im Dotter junger Entwicklungsstadien von Wirbeltieren auf. Auch hier kommen (vgl. z. B. Fig. 18) neben den typischen Furchungskernen allenthalben, oft massenhaft, gleich stark chromatische Kugeln (*ch.k*) verschiedener Größe wie im Centralnervensystem vor und nehmen hier teilweise ihre Entstehung von Karyokinesen der Furchungszellen. Daneben ist hier aber noch ein zweiter Entstehungsmodus der chromatischen Kugeln zu verfolgen, der aber wahrscheinlich auch im Centralnervensystem nicht fehlt und darin besteht, daß die Furchungskerne, ähnlich wie es Schaudinn für verschiedene Protozoen beschrieben hat, in eine Menge stark chromatischer kugeliger Stücke zerfällt, die sich an der Oberfläche des Kernes ansammeln und dann frei werden (Fig. 40). Während ein Teil dieser chromatischen Kugeln zweifelsohne zugrunde geht, bleiben andre, d. h. die großen, erhalten und werden zu den typischen Furchungskernen, sie stellen also nur Jugendstadien der Furchungskerne dar.

Also auch hier geht ein Teil des Chromatins der Furchungskerne verloren, und nur der Rest des Kernes bildet den Ausgangspunkt eines neuen Furchungskernes.

Ganz ähnliche chromatische Kugeln wie im Centralnervensystem und Dotter kommen bei Embryonen auch noch im Knorpel (Fig. 41), in der Chorda, in der Muskulatur und im Darme vor und haben hier möglicherweise die gleiche Genese und Bedeutung wie die eben beschriebenen entsprechenden Gebilde des Centralnervensystems und des Dotters.

In der Histogenese der allerverschiedensten Gewebe

tritt uns also die Erscheinung entgegen, daß die sich entwickelnden Zellen, bzw. Kerne einen Teil ihres Chromatins abstoßen, d. h. also eine Chromatindiminution erfolgt, wenn auch die Befunde selbst im speziellen von den bisher beobachteten in der Einleitung beschriebenen Fällen der Chromatindiminution etwas abweichen.

Eine Chromatindiminution tritt also nicht nur am Anfang und Ende der Keimbahn, wie es bisher angegeben worden ist, sondern in den verschiedensten Entwicklungsstadien und bei den verschiedensten Geweben und Tieren ein, sie hat also offenbar eine allgemeine Bedeutung. Schon Boveri hat vermutet, daß die für *Ascaris megalocephala* und *lumbricoides* sowie für *Dytiscus* beschriebenen Fälle von Chromatindiminution nicht vereinzelt dastehen. Dies haben meine Untersuchungen bestätigt.

Auch die als Reifeteilungen bezeichneten Erscheinungen der Geschlechtszellen stellen im Grunde genommen denselben Vorgang dar, d. h. eine Chromatindiminution, und finden in der Histogenese der Gewebszellen ebenfalls ihre Seitenstücke, wie wir gesehen haben.

Wenn heut ziemlich allgemein angenommen wird, daß es sich bei den Reifeteilungen der Geschlechtszellen lediglich um einen Vorgang handelt, der eine Summierung der Kernsubstanzen bei der Vereinigung von Ei- und Samenzelle verhindern soll, so muß zunächst betont werden, daß auch bei der Parthenogenesis, bei der doch eine Anhäufung der Erbmassen nicht zu fürchten ist, gleichfalls in vielen Fällen eine Reduktion des Chromatins der Geschlechtszellen eintritt und daß z. B. bei *Artemia* die parthenogenetische Entwicklung bald mit der reduzierten, bald mit der Normalzahl der Chromosomen erfolgt. Fick[1] hat in seiner gründlichen Kritik dieser ganzen Frage darauf aufmerksam gemacht, daß es sich bei der heute üblichen Auslegung der Reduktionserscheinungen der Geschlechtszellen nur um eine Hypothese handelt, die sehr viel Argumente gegen sich hat. So betont er u. a., daß auch bei somatischen Zellen Reduktion der Chromosomenzahl auf die Hälfte beobachtet worden ist[2], und daß auch im Pflanzenreich nicht nur bei

[1] Fick, Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. Merkel-Bonnet, Ergebnisse d. Anat. u. Entwgesch. 1906.

[2] Fick schreibt: »Auf etwas späteren Stadien ist die Zahlenreduktion auch schon früher von vom Rath beobachtet worden. Vom Rath fand nämlich bei Embryonen und Larven vom Salamander, und zwar bei Mitosen der Urniere, der

Reifeteilungen der Geschlechtszellen, sondern auch sonst noch Reduktion der Chromosomenzahl, bzw. eine Veränderung derselben eintritt. Als sehr bemerkenswert nach dieser Richtung und als besonders beweisend, daß Zahlenreduktion der Chromosomen nicht Vorbedingung für Kernverschmelzung ist, muß die Tatsache angeführt werden, daß bei den meisten Phanerogamen der zweite Spermakern mit dem sekundären Embryosackkern (dem vegetativen Kern desselben) verschmilzt, obwohl dieser die Normalzahl der Chromosomen besitzt. Fick betont ferner, daß schon der prophetische Charakter der Zahlenreduktion bei den Geschlechtszellen sehr verdächtig ist, wenn man berücksichtigt, daß dieselbe bei Spermien lange vor oder ohne Copulation mit den Eizellen vorkommen kann. Übrigens ist es bei der heutigen allgemeinen Auslegung der Chromosomen auch sehr auffällig, daß ganz nahe verwandte Tiere oft sehr bedeutende Differenzen in der Zahl der Chromosomen besitzen, so z. B. *Ascaris megalocephala* 2, *Ascaris lumbricoides* 48. Ja bei derselben Art, sogar bei dem typischen diesbezüglichen Untersuchungsobjekt *Ascaris megalocephala*, wird die Chromosomenzahl verschieden (2—6) angegeben. Schließlich macht Fick noch auf die große Schwierigkeit der Untersuchungen und die daraus resultierende Unsicherheit der Angaben aufmerksam, so daß häufig bei demselben Objekte großer Widerspruch der Beobachtungen über den Eintritt der Reduktion bei den Reifeteilungen herrscht, ja teilweise eine solche ganz geleugnet wird.

Auf Grund dieser und noch vieler andrer Befunde bzw. Argumente kommt Fick zu dem Resultat, daß die Zahlenreduktion der Chromosomen bei den Reifeteilungen der Geschlechtszellen nichts mit einer Summation der Erbmassen, überhaupt nichts mit der Vererbung zu tun hat, sondern wahrscheinlich ganz andern Zwecken dient. Möglicherweise handelt es sich also, wie schon bemerkt, im Prinzip um dieselben allgemeinen Erscheinungen, wie ich sie oben mitgeteilt habe, und die Boveri als Chromatindiminution beschrieben hat.

Auch für die Protozoen liegen ganz ähnliche Beobachtungen vor. So wird hier ebenfalls häufig der größte Teil des Chromatins bei der

Kerne des Dotters im Bereich des Mitteldarmes von jungen Larven und in den Blutzellen beim Embryo und bei Larven Reduktion der Chromosomenzahlen auf die Hälfte der Normalzahl, d. h. der Zahl bei den Furchungsmitosen.« Vielleicht liegen hier ganz ähnliche Verhältnisse vor, wie ich sie bei *Amblystoma* und *Triton* getroffen habe. Leider gibt Fick nicht die betreffende Arbeit von vom Rath an, und es ist mir nicht möglich gewesen, sie zu Gesicht zu bekommen.

Fortpflanzung abgestoßen, und nur aus dem Rest bildet sich der neue Tochterkern. Doflein schreibt in seinem großen Protozoenwerke[1] (S. 164) hierüber: »In jedem der beiden in der Cyste vereinigten Individuen, z. B. von *Lankesteria ascidiae*, teilt sich der Kern, indem aus geringen Teilen des alten Kernes sich eine Spindel bildet, während der Hauptteil samt dem großen Amphinucleolus zugrunde geht, bzw. im Zellplasma aufgelöst wird.«

Tritt Bildung von Richtungskörpern ein, was bei Protozoen oft der Fall ist, so bleiben diese auch hier nicht selten lange im Plasma der Zelle enthalten, um erst später ausgestoßen oder resorbiert zu werden, genau wie bei den Richtungskörpern vieler Insekten und bei den von mir oben beschriebenen Blutzellen. Doflein sagt diesbezüglich (S. 186): »Wir haben z. B. Richtungskörperbildung oben schon kennen gelernt bei den Isogameten von *Actinophrys*, bei *Actinosphaerium*. Bei der Coccidie *Cyclospora caryolytica* werden ebenfalls zwei Reduktionskerne im Macrogameten gebildet, welche allerdings längere Zeit im Plasma desselben verweilen, ehe sie ausgestoßen werden. Bei *Herpetomonas*, *Bodo lacertae* und *Trichomastix lacertae* werden nach v. Prowazek die Richtungskerne ebenfalls noch längere Zeit im Plasma zurückgehalten und dann resorbiert. Bei *Haemosporidium* scheinen ganz typische Richtungskörper gebildet zu werden. Bei den Volvociden, deren Macrogameten ja vollkommen an Metazoeneier erinnern, kommen nach Hartmann echte Reifungsteilungen vor.«

Bekanntermaßen geht auch bei der Conjugation der Infusorien der größte Teil des Chromatins zugrunde (der Macronucleus und drei Spindeln des Micronucleus) und der definitive Tochterkern enthält nur einen Teil des ursprünglichen Chromatins des Mutterkernes, ähnlich wie bei der Regeneration mancher Furchungskerne (vgl. Fig. 40), bei der gleichfalls höchstwahrscheinlich ein Teil des Chromatins verloren geht und nur ein Rest des Chromatins zu jungen Furchungskernen wird. Dasselbe tritt oft im Pflanzenreich, z. B. bei den Conjugaten, ein.

Es scheint also eine allgemeine Erscheinung der heranwachsenden bzw. reifenden und sich fortpflanzenden Zellen zu sein, daß sie einen Teil ihres Chromatins abstoßen.

Bei den Blutzellen der Säugetiere (und vielen Siebröhren der Pflanzen) tritt das Extrem ein, daß der ganze Kern ausgestoßen

[1] Doflein, Lehrbuch der Protozoenkunde. Gust. Fischer 1909.

und die Zelle kernlos wird. Mit Unrecht wird von manchen Autoren die Blutzelle der Säuger als ein Plasmaprodukt hingestellt. Weidenreich[1] kommt in seinem ausführlichen Referat nach Prüfung aller Beobachtungen zu dem Resultat, daß die kernlose Blutzelle sicherlich eine Zelle ist. Diese Auffassung habe ich schon früher in meinen Arbeiten vertreten. Die kernlose Blutzelle der Säuger funktioniert genau so wie die kernhaltige Blutzelle der niederen Wirbeltiere.

Bilden die Blutzellen der Säuger das eine Extrem, indem der Kern ganz schwindet, so wird das entgegengesetzte Extrem durch die niedersten Lebewesen, d. h. die Bakterien, vertreten, welche ganz oder zum größten Teil aus Kernsubstanz bestehen und so den Ausgangspunkt der ganzen Erscheinungsreihe darstellen, während die roten Blutzellen der Säuger das Endglied bezeichnen.

Sehr auffällig sind die zellähnlichen Bildungen, die in der Umgebung der chromatischen Kugeln im Dotter oft zur Unterscheidung kommen. Sie entstehen durch Konzentration der Pigmentkörnchen und durch Veränderung der Dotterkügelchen, welch letztere in der Umgebung der chromatischen Kugeln kleiner und dunkler werden, wie oben ausführlich geschildert worden ist. Was aus diesen Pseudozellen wird, habe ich nicht entscheiden können, möglicherweise sind sie gleich den von ihnen umschlossenen chromatischen Kugeln vergänglicher Natur, da ich sie in alten Entwicklungsstadien nicht mehr beobachtet habe. Sie beweisen aber, wie stark die chromatischen Kugeln auf die Dotterelemente einwirken. Die Pseudozellen erinnern entfernt an die Pigmentscheiden, die in der Umgebung der karyokinetischen Figuren im Centralnervensystem oft entstehen (vgl. z. B. Fig. 7 *Pgsch*) und ebenfalls vergängliche Bildungen sind. Diese haben wohl nur den Zweck, den in Karyokinese befindlichen Kern von der Umgebung schärfer abzuschließen. Vielleicht gilt aber ein gleiches auch von den Pseudozellen.

In andern Fällen tritt eine homogene Substanz in der Umgebung der chromatischen Kugeln auf, welche aus der achromatischen Substanz des Mutterkernes bei dessen Teilung, bzw. Zerfall in Tochterkerne hervorgeht und ebenfalls den Eindruck eines Zellleibes macht, der sich scharf gegenüber dem andern Dotter abhebt. Ob wir es auch hier

[1] l. c.

mit einer Pseudozelle, d. h. einem vergänglichen Gebilde zu tun haben, konnte ich ebenfalls nicht konstatieren.

Oft bleiben aber die chromatischen Kugeln ohne solche Pseudozellbildung und dem Dotter direkt eingelagert. In diesem Falle tritt höchstwahrscheinlich ein allmählicher Übergang der chromatischen Kugeln in die Furchungskerne ein, wie ich oben schon betont habe.

Breslau, im Dezember 1910.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung:

ch.k, chromatische Kugel;
dk. Dotterkügelchen;
dk', Lücke, in der sich ein Dotterkügelchen befand;
Fk, Furchungskern;
Fz, Furchungszelle;
Grs, Grundsubstanz des Dotters;
K, Karyokinese;
ke, Kern;
kk, abgestoßene Kernteile;
nk, Nervenkern;
Pg, Pigment;
Pgsch, Pigmentscheide;
Psz, Pseudozelle.

Tafel I—IV.

Fig. 1. *A—H. Necturus*, 12 mm, Schnitt (Schaper: Sublimat-Kochsalz-Eisessig, Alaun-Cochenille). Urblutzellen (unreife Blutzellen). Sehr stark vergrößert.

Fig. 2 *A—C. Necturus*, 3 cm, Schnitt (Schaper: Zenkersche Flüssigkeit, Alaun-Cochenille). Definitive Blutzellen.

Fig. 3. *A—J. Mustelus laevis*, 35 mm, Schnitt. Sublimat. Karmin. Blutzellen sehr stark vergrößert.

Fig. 4. *Amblystoma*, 6,5 mm Schnitt (Schaper: Zenkersche Flüssigkeit, Alaun-Cochenille). Auge, mittelstark vergr.

Fig. 5. *Amblystoma*, 6,5 mm, Schnitt (Schaper = Fig. 4). Auge, sehr stark vergr.

Fig. 6. *Amblystoma*, 6,5 mm, Schnitt (Schaper = Fig. 4). Gehirn, sehr stark vergr.

Fig. 7. *Amblystoma*, 6,5 mm, Schnitt (Schaper = Fig. 4). Auge, sehr stark vergr.

Fig. 8. *Amblystoma*, 6,5 mm, Schnitt (Schaper = Fig. 4). Gehirn, sehr stark vergr.

Fig. 9. *Amblystoma*, 6,5 mm, Schnitt (Schaper = Fig. 4). Gehirn, sehr stark vergr.

Fig. 10. *Amblystoma*, 5 mm, Schnitt (Schaper = Fig. 4). Gehirn, sehr stark vergr.

Fig. 11, 12. *Amblystoma*, 6,5 mm, Schnitt (Schaper = Fig. 4). Auge, sehr stark vergr.

Fig. 13, 14, 15*a—c*. *Amblystoma*, 6,5 mm, Schnitt (SCHAPER = Fig. 4). Chromatische Kugeln aus dem Centralnervensystem und Auge, sehr stark vergr.

Fig. 16*a—c*, 17. *Amblystoma*, 6,5 mm, Schnitt (SCHAPER = Fig. 4). Chromatische Kugeln aus dem Centralnervensystem und Auge, in Auflösung begriffen, sehr stark vergr.

Fig. 18, 19, 20. *Amblystoma*, 5 mm, Schnitte (SCHAPER = Fig 4). Stücke des Dotters, sehr stark vergr.

Fig. 21. *Amblystoma*, 5 mm, Schnitt (SCHAPER). Zwei Furchungszellen, sehr stark vergr.

Fig. 22*a—c*. *Amblystoma*, sehr junges Entwicklungsstadium (unmittelbar nach Schluß des Medullarrohrs), Schnitt, (SCHAPER: ZENKERsche Flüssigkeit, GRENACHERS Boraxkarmin). Drei Furchungszellen, sehr stark vergr.

Fig. 23. *Amblystoma*, 5 mm, Schnitt (SCHAPER = Fig. 4). Furchungszelle, sehr stark vergr.

Fig. 24. *Amblystoma*, sehr junges Entwicklungsstadium (gleich Fig. 22). Schnitt (SCHAPER). Zwei unvollkommen getrennte Furchungszellen *Fz* mit fünf Pseudozellen *Psz*, mittelstark vergrößert.

Fig. 25. *Amblystoma*, dasselbe junge Entwicklungsstadium gleich Fig. 22 und 24, Schnitt (SCHAPER). Pseudozelle, sehr stark vergr.

Fig. 26. *Amblystoma*, 5 mm, Schnitt (SCHAPER = Fig. 4). Pseudozelle, sehr stark vergr.

Fig. 27—33. *Triton*, Teile des Dotters aus Schnitten, (SCHAPER: Chromessigsäure, Boraxkarmin + Jodgrün). Sehr stark vergrößert.

Fig. 27. *Triton*, 2,5 mm.

Fig. 28. *Triton*, 4,7 mm.

Fig. 29. *Triton*, 2,5 mm.

Fig. 30, 31. *Triton*, junges Ei mit Medullarrinne.

Fig. 32. *Triton*, 2,5 mm.

Fig. 33. *Triton*, 2,5 mm.

Fig. 34—40. *Triton*, junges Ei mit Medullarrinne (SCHAPER = Fig. 27—33).

Fig. 34. Zwei Furchungszellen, die linke mit zwei Pseudozellen (*Psz*) im Innern. Schnitt, sehr stark vergr.

Fig. 35. Furchungszelle mit zwei Pseudozellen (*Psz*) im Innern, Schnitt, sehr stark vergrößert.

Fig. 36—39. Teile des Dotters mit chromatischen Kugeln (*ch.k*) und Pseudozellen (*Psz*) in der Umgebung derselben. Schnitte, mittelstark vergr.

Fig. 40. Furchungszelle mit Zerfall des Kernes in chromatische Kugeln. Schnitt, sehr stark vergrößert.

Fig. 41. *Necturus*, 3 cm, Schnitt (SCHAPER = Fig. 2). Knorpel, stark vergr.


BRITISH MUSEUM
Z
D
NATURAL HISTORY

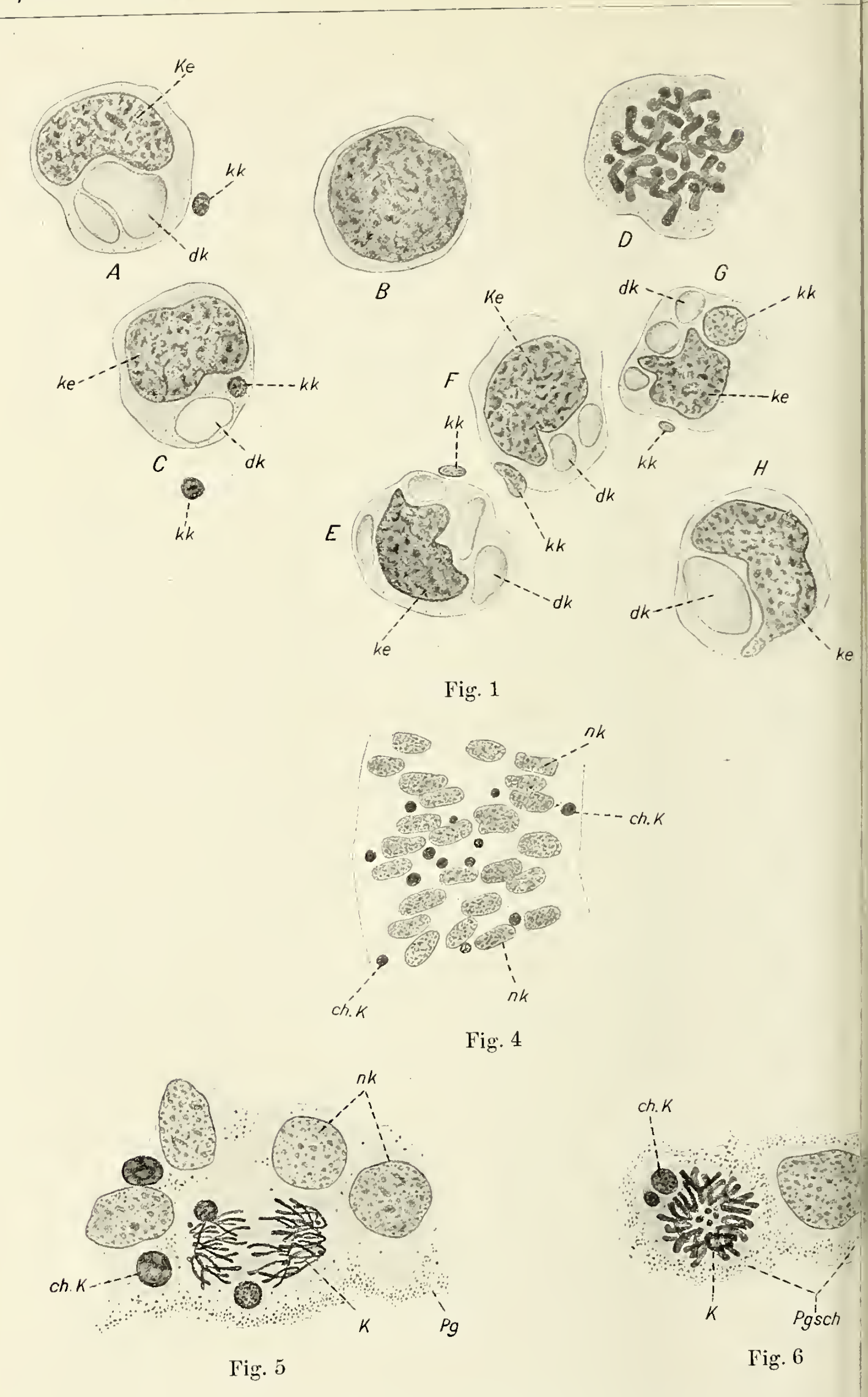


Fig. 1

Fig. 4

Fig. 5

Fig. 6

Verlag von Wilhelm Engelmann

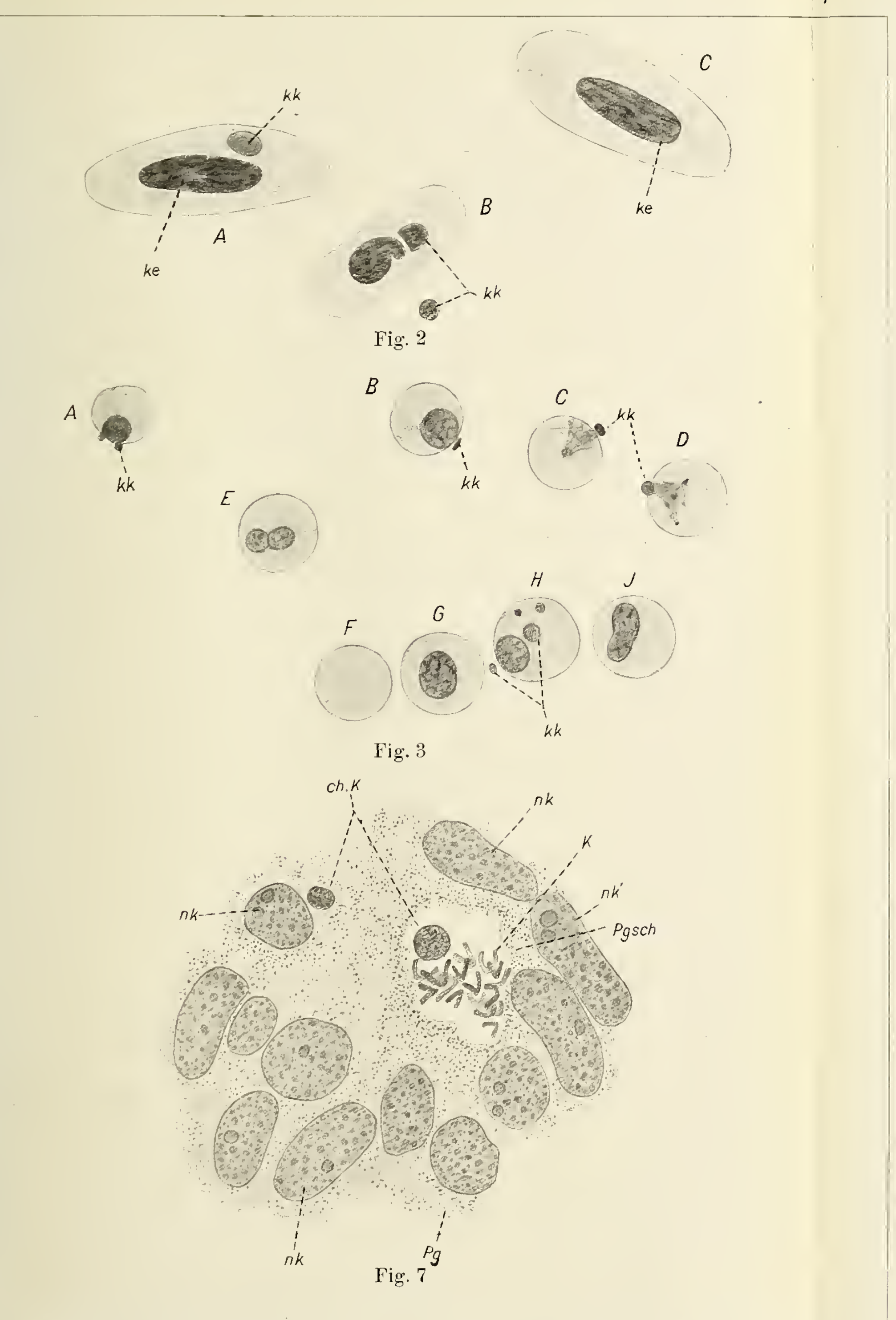


Fig. 2

Fig. 3

Fig. 7

lm Engelmann in Leipzig.



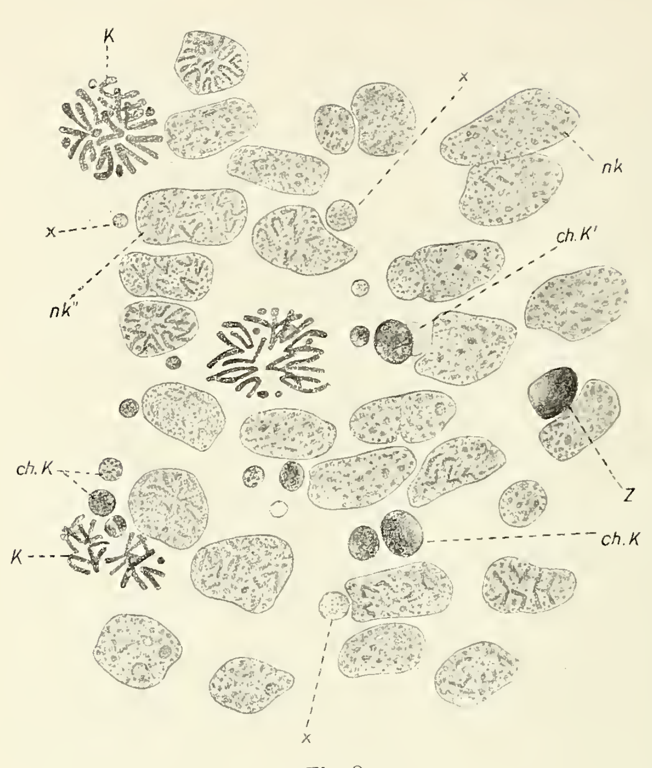


Fig. 8

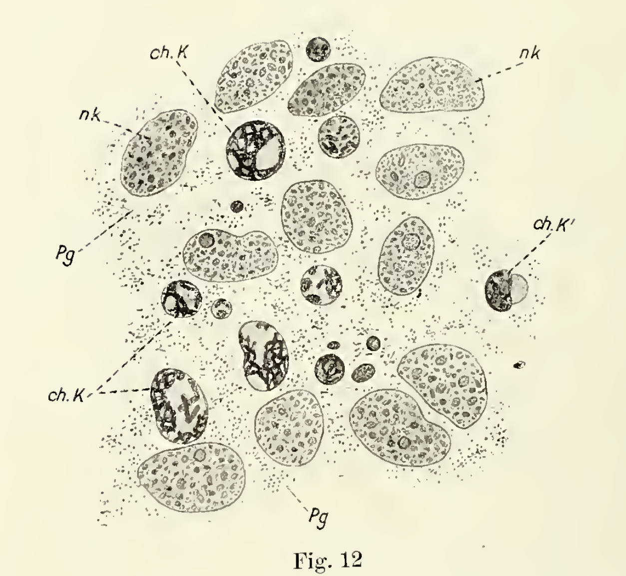


Fig. 12

Fig. 13

Fig. 15c

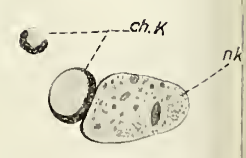


Fig. 16c

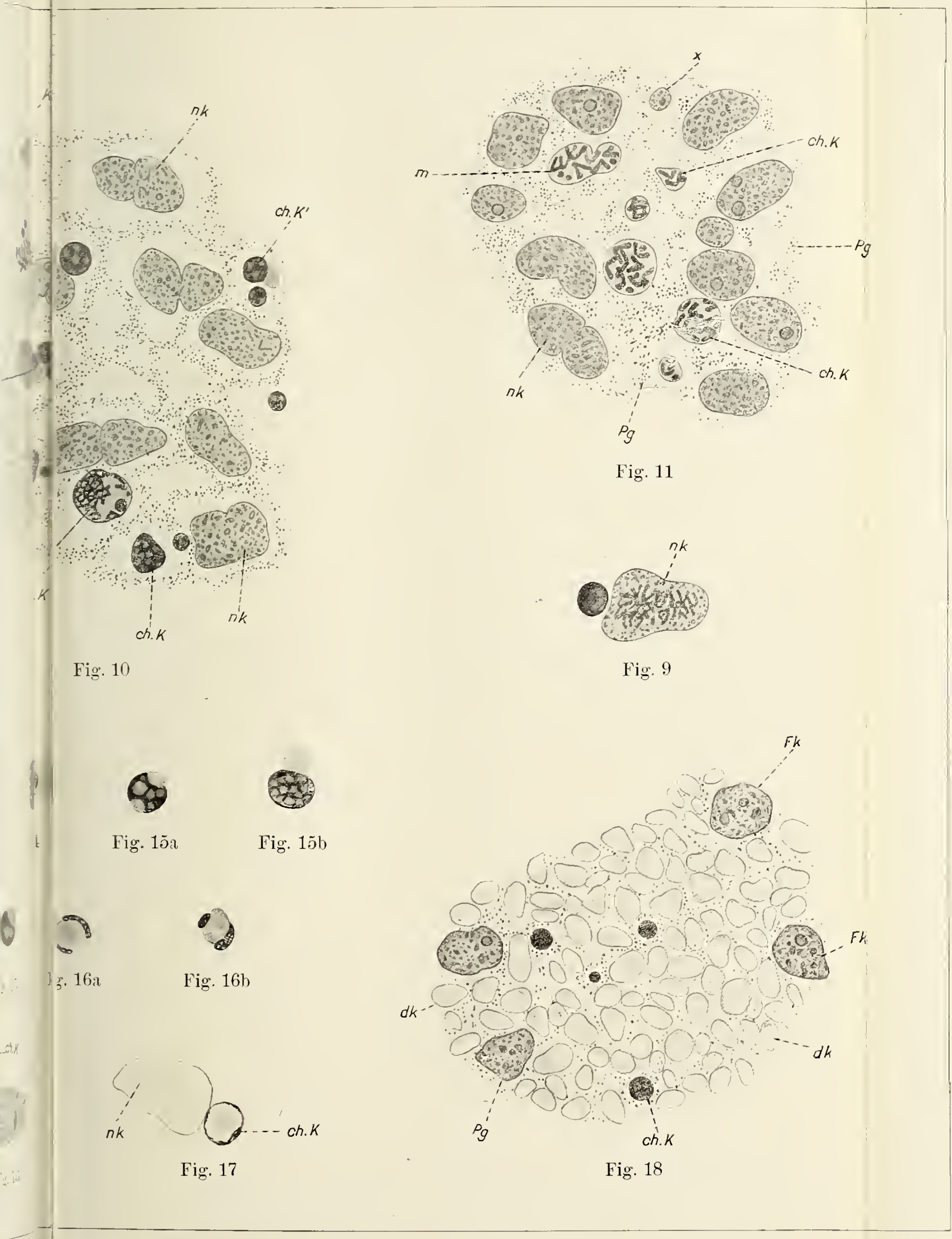


Fig. 10

Fig. 11

Fig. 9

Fig. 15a

Fig. 15b

Fig. 16a

Fig. 16b

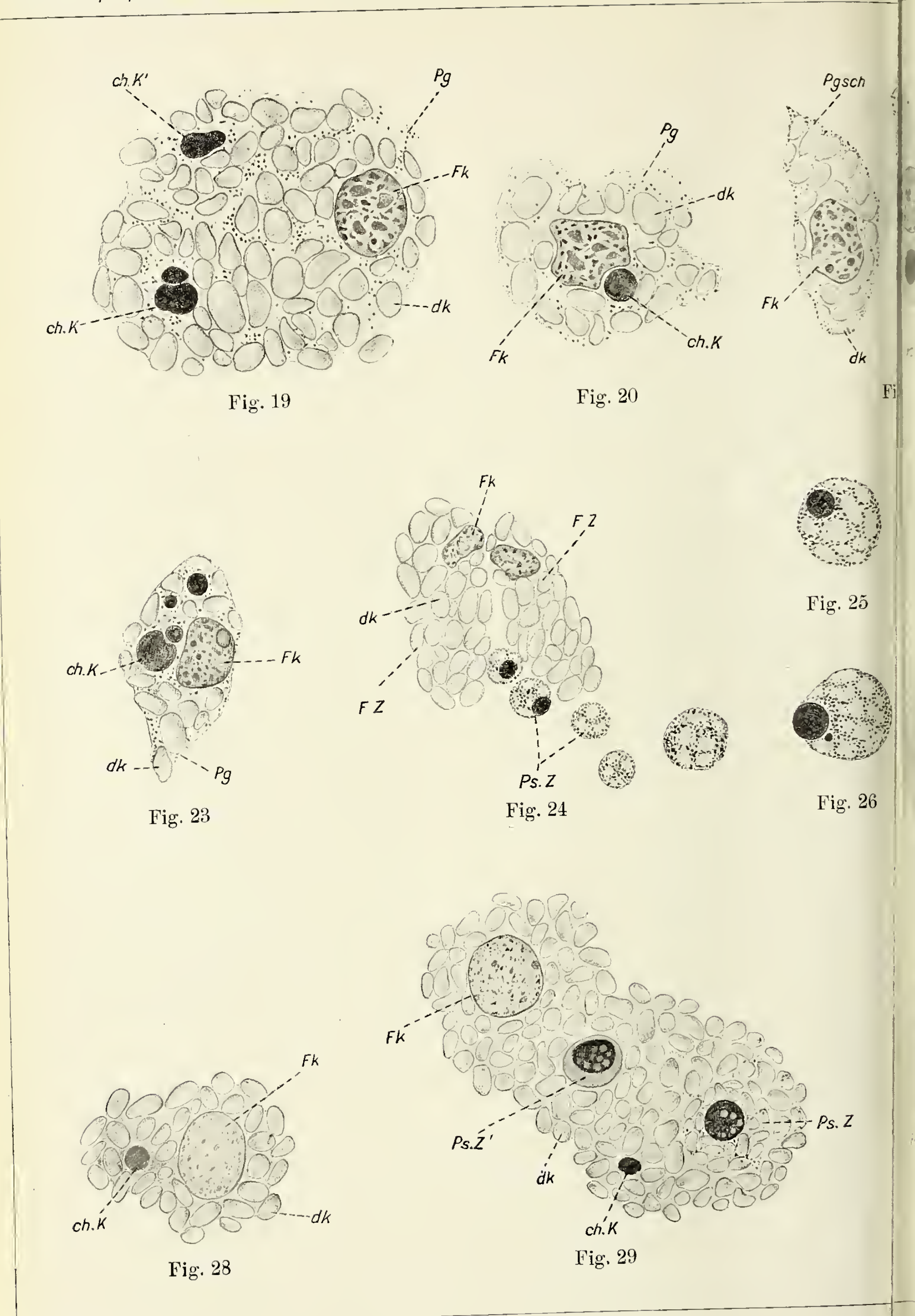
Fig. 17

Fig. 18

Engelmann in Leipzig.


BRITISH MUSEUM
Z D
NATURAL HISTORY


BRITISH MUSEUM
Z D
NATURAL HISTORY



ch.K'
Pg
Fk
dk
ch.K
Fig. 19
Pg
dk
Fk
ch.K
Fig. 20
Pgsch
Fk
dk
Fk
F Z
dk
F Z
Ps. Z
Fig. 24
Fig. 25
Fig. 26
ch.K
Fk
dk
Pg
Fig. 23
Fk
Ps. Z'
dk
ch.K
Ps. Z
Fig. 29
Fk
ch.K
dk
Fig. 28

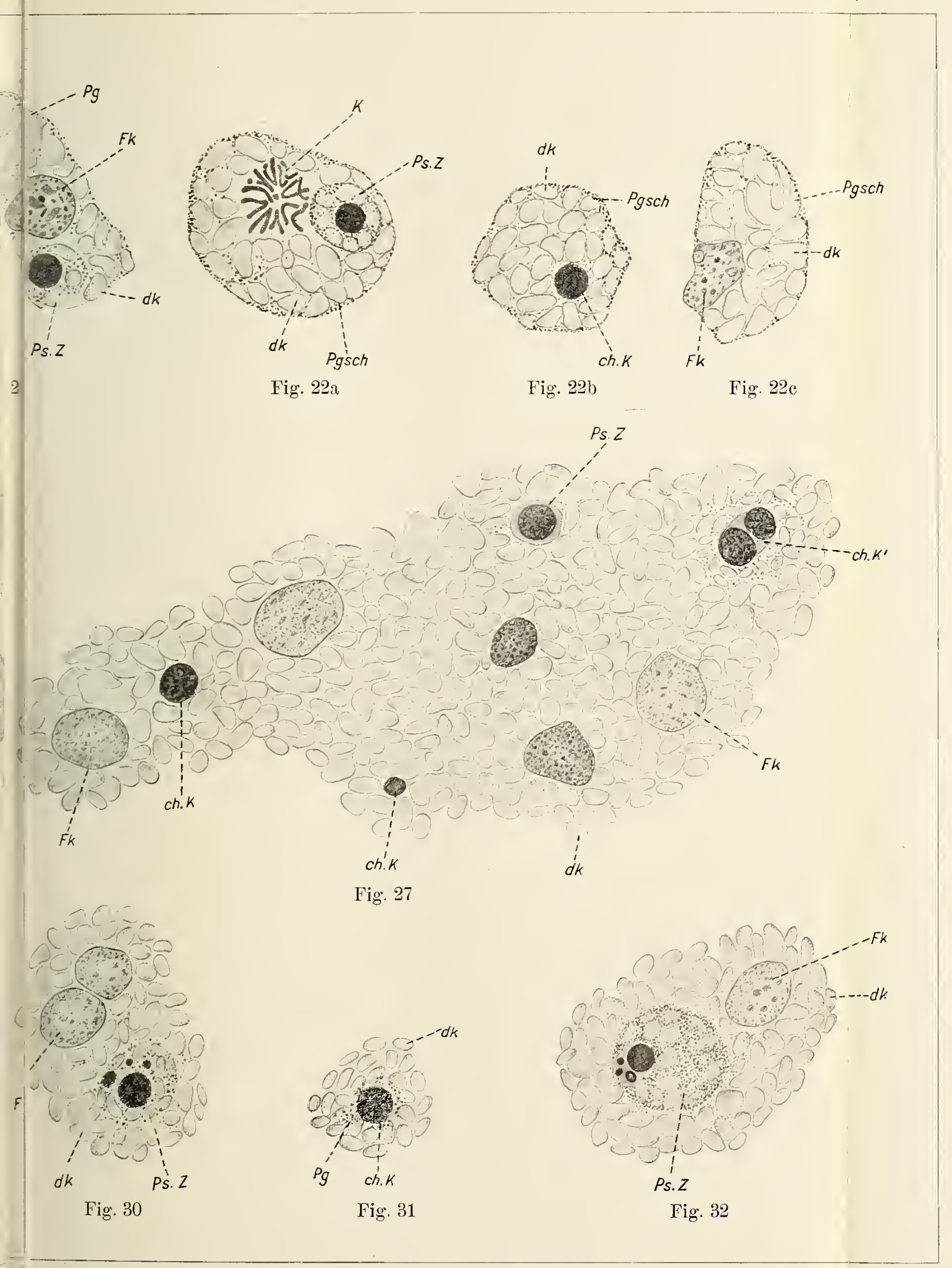


Fig. 22a

Fig. 22b

Fig. 22c

Fig. 27

Fig. 30

Fig. 31

Fig. 32

...eln ...ngelmann in Leipzig.




BRITISH MUSEUM
Z D
NATURAL HISTORY

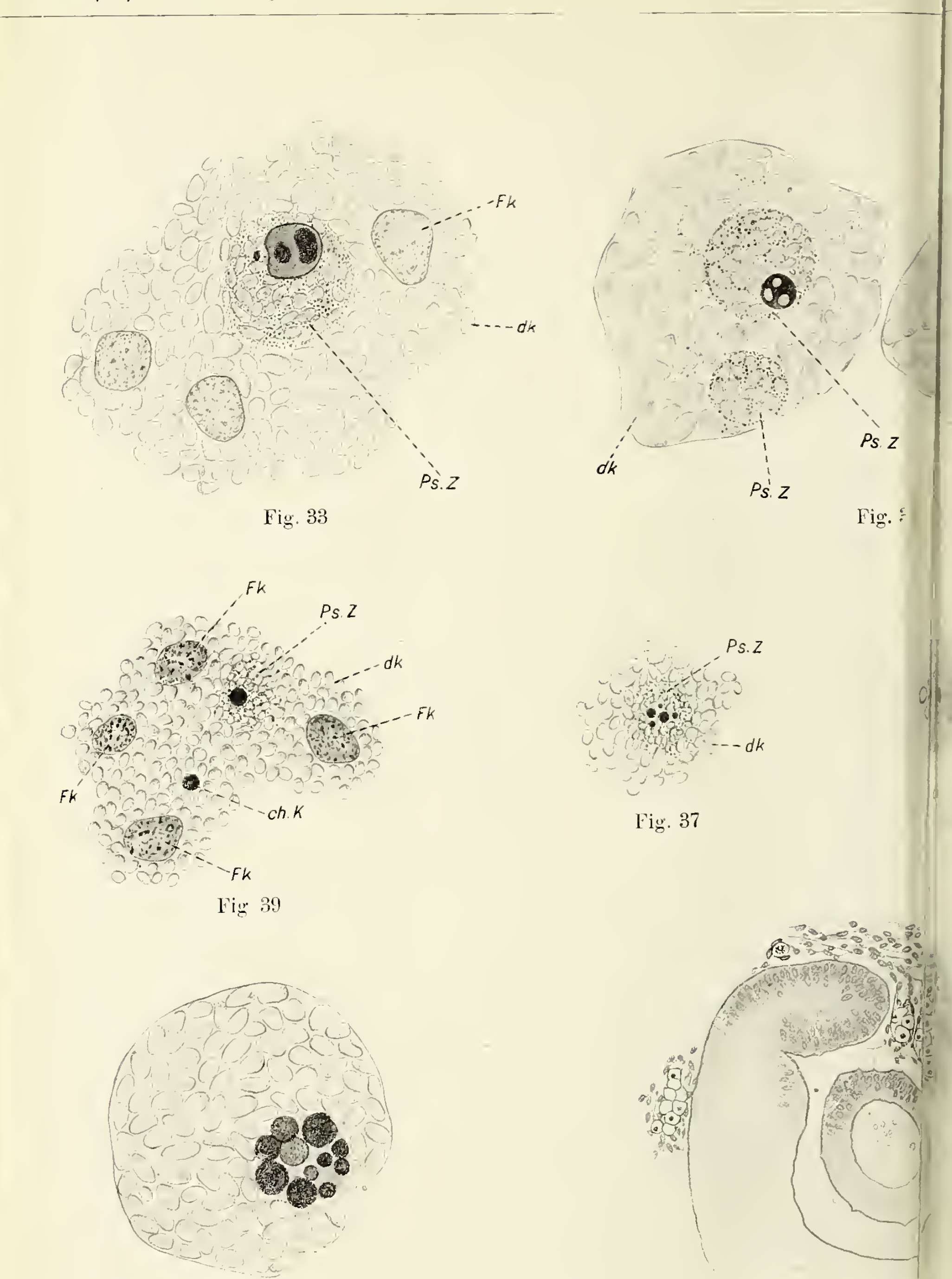


Fig. 33

Fig.

Fig. 39

Fig. 37

Fig. 40

Fig. 4

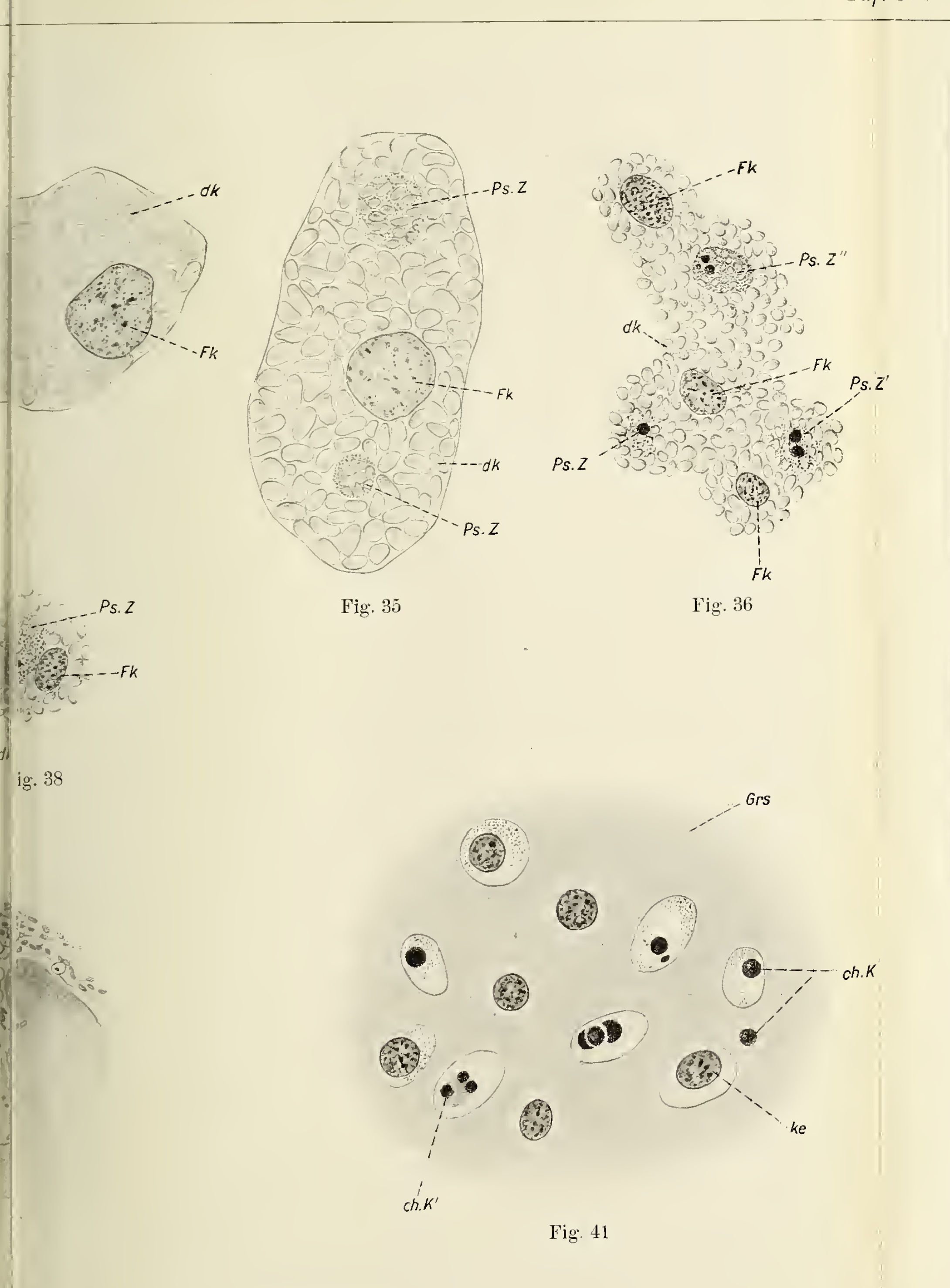


Fig. 35

Fig. 36

ig. 38

Fig. 41

el. Engelmann in Leipzig.

Beiträge zur Kenntnis centralasiatischer Tricladen.

Von

Dr. phil. **Heinrich H. Seidl.**

(Aus dem zool.-zootomischen Institut der Universität Graz.)

Mit Tafel V—VII.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Systematische Stellung 31
Speciesbeschreibung von:
Sorocelis stummeri 33
Sorocelis gracilis 34
Sorocelis lactea 35
Sorocelis sabussowi 36
Anatomischer Teil 36
1. Epithel 36
2. Muskulatur 38
3. Mesenchym 40
4. Körperdrüsen 40
5. Pharynx und Darm 41
6. Nervensystem 43
7. Sinnesorgane 48
8. Excretionsorgan 49
9. Geschlechtsorgane 53
10. Copulationsapparat 58
Literaturverzeichnis 65
Tafelerklärung 66

Systematische Stellung.

Das hier behandelte Material wurde von den Herren Dr. R. Stummer Ritter von Traunfels und Dr. G. von Almassy auf einer im Jahre 1900 unternommenen Expedition nach Centralasien in den Gebieten des Issyk-kul- und Balchaschsees gesammelt. Die Tiere waren

in Sublimat fixiert und in 95%igem Alkohol konserviert; als Färbemittel verwendete ich Hämatoxylin in Verbindung mit Eosin.

Für freundliche Hilfe und Unterweisung bin ich Herrn Hofrat v. Graff sowie den Herren Professoren L. Böhmig und R. v. Stummer zu Dank verpflichtet.

Die hier behandelten Tricladen sind mit Rücksicht auf die Anordnung der Augen in das von Grube[1] aufgestellte Genus *Sorocelis* einzureihen. Sabussow[2], welcher 17 Arten dieser Gattung untersucht hat, stellt folgende Genusdiagnose auf[3]: »Planaridae mit glattem und oft verlängertem Körper. Die Augen sind zahlreich und finden sich in einem Abstand vom Körperrande entweder als einfache Bogenreihen, indem die konvexe Bogenseite jeder Reihe nach außen angewendet ist, oder als unregelmäßige, gegenseitig konvergierende Haufen. Am Vorderende differenzieren sich verschieden entwickelte Saugorgane. Bursa copulatrix (nach Hallez) oder das Drüsenorgan (nach Vejdovsky) am meisten fehlt. Die Eikokons sind kugelrund.« Auf die hier beschriebenen Formen paßt das über die Augenstellung (unregelmäßige, konvergierende Haufen) Gesagte, ein Drüsenorgan fehlt. Typische Saugorgane sind bei den mir vorliegenden Arten nicht vorhanden, doch mag die Tatsache nicht unerwähnt bleiben, daß die ventrale Seite des Kopflappens stets, wenn auch nur sehr wenig, ausgehöhlt erscheint. Eine größere Anhäufung von Drüsenzellen oder eine kräftigere Ausbildung der Muskulatur vermochte ich jedoch in der Umgebung dieser seichten Grube nicht zu konstatieren. Trotzdem möchte ich die vorliegenden Arten dem Genus *Sorocelis* einreihen, da Grube[4] in erster Linie die Augenstellung und nicht das Vorhandensein eines Haftapparates für diese Gattung als typisch bezeichnet und auch Sabussow[5] nur sagt: »Weiter ist die Anwesenheit des eigenartigen Saugorgans am Vorderende für die meisten[6] Vertreter der Gattung *Sorocelis* Grube sehr charakteristisch.« Dasselbe scheint auch *Sorocelis fungiformis* Sabussow, *S. leucocephala* Sabussow, *S. lineata* Sabussow und *S. tigrina* Grube zu fehlen, da es für die genannten Arten von Sabussow[7] nicht erwähnt wird.

[1] Grube (4), S. 273—293.
[2] Sabussow (15), S. 7—21; (16), S. 5—7.
[3] Sabussow (16), S. 3—5.
[4] Grube (4), S. 273—293.
[5] Sabussow (16), S. 27.
[6] von mir gesperrt gedruckt.
[7] Sabussow (16), S. 26—28.

Hallez[1], der in seinem Gattungsschlüssel für die paludicolen Tricladen auch das Genus *Sorocelis* kurz beschrieben hat («Paludicola à tête pourvue d'un ou de plusieurs organes de fixation différenciés . . . une ventouse discoïde impaire frontale, . . . yeux en deux groupes de forme arquée»), legt auf das Vorhandensein von Haftorganen großes Gewicht; ich kann mich diesem Vorgehen nicht anschließen, sehe vielmehr in der Anordnung der Augen das charakteristische Moment.

Die hier untersuchten Arten sind im allgemeinen von milchweißer bis brauner Farbe, 5—7,5 mm lang, 2—3,5 mm breit, die ventrale Seite ist abgeflacht, die dorsale mäßig gewölbt. Der Kopf oder »Kopflappen« ist deutlich markiert, und durch zwei nach vorn und seitwärts vorspringende, stets heller gefärbte, rundliche, lappenartige, leicht nach oben gewölbte Verbreiterungen, die ich »Tentakel« nennen will, ausgezeichnet. Der Stirnrand ist abgestutzt oder sehr stumpf dreieckig. Hinter den Tentakeln findet sich eine leichte, halsartige Einschnürung. Die zahlreichen, von der Mitte des Stirnrandes bis hinter die Halseinschnürung reichenden Augen bilden zwei schmale, nach den Seiten divergierende Felder. Der Pharynx ist ein cylindrischer Pharynx plicatus. Die Mundöffnung liegt knapp vor oder hinter dem letzten Körperdrittel. Neben dem Uterus oder unmittelbar hinter ihm, liegt die geräumige Samenblase, in die von der Seite her die Samenleiter einmünden. Der Penis ist von stumpfkegelförmiger Gestalt, der Ausspritzungskanal erscheint in seiner Mittelpartie mehr oder weniger blasig erweitert. Die Oviducte bilden hinter dem Penis einen kurzen Drüsengang. Die Genitalöffnung liegt 0,8—1,7 mm hinter der Mundöffnung.

Sorocelis stummeri nov. spec. (Fig. 1).

Länge 5,5—7 mm, Breite 1,8—2,3 mm, mithin fast dreimal so lang als breit. Die größte Breite liegt, wie auch bei den drei andern Arten, in der Gegend der Pharynxinsertion. Die Farbe ist milchweiß bis zart graugelb. Die Hauptäste, besonders der unpaare vordere, sowie der Pharynx, schimmern etwas dunkler durch. Die Unterseite ist kaum heller als die Oberseite. Die Augen, deren Zahl durchschnittlich rechts 37, links 43 beträgt, sind in zwei bogenförmigen Gruppen angeordnet (Fig. 2). Wie die Figur zeigt, liegen sie in lockerer, unregelmäßiger Anordnung beieinander; sie beginnen in der Gegend der Mitte des Stirnrandes und umgeben die Basis der kurzen, aber breiten Tentakel. Die Länge des Pharynx beträgt etwa ein Drittel der Körper-

[1] Hallez (5), S. 132.

länge. Am vorderen Darmast sind jederseits 5—6 Divertikel vorhanden; 12—20 finden sich an der Außenseite der hinteren Darmschenkel. Die Enden der letzteren legen sich oft dicht aneinander, vereinigen sich aber niemals. Das Verhältnis der Körperlänge zu der des Copulationsapparates ist 5 : 1. Die Längsachse der Samenblase steht fast senkrecht auf der des Körpers. Charakteristisch für das männliche Copulationsorgan ist die Form des Ductus ejaculatorius, welcher drei hintereinander gelegene, blasenartige Auftreibungen (Fig. 7 *deb* 1—3) zeigt. Der fast senkrecht gestellte Penis ist kurz; seine vornehmlich aus Ringfasern bestehende Muskulatur ist kräftig entwickelt (Fig. 7). Der Uterus liegt zwischen der Pharyngealtasche und dem männlichen Copulationsorgane. Der Uterusgang verläuft anfänglich direkt über dem letzteren, in seinem distalsten Abschnitt hingegen ist er seitlich von diesem gelegen und mündet von der Seite (Fig. 7 *seut*) her dicht über der Genitalöffnung in das Atrium genitale. Dieses ist außerordentlich klein und läßt eine Scheidung in ein Atrium masculinum und ein Atrium genitale commune erkennen (Fig. 13 *atm, atgc*).

Fundort: Satýbach (Nebenfluß des Tjub, Issyk-kul-Gebiet) bis zur Schneegrenze. Gleiche Formen auch auf der andern Paßseite (Satýbach, Nebenfluß des Tschilik, Gebiet des Balchaschsees), 3000 m.

Sorocelis gracilis nov. spec. (Fig. 3).

Länge 6,3—7,6 mm, Breite 1,7—2,5 mm. Die meisten Exemplare waren licht umbrabraun (umbrinus) gefärbt, nur ein besonders großes Tier zeigte einen rötlichen Ton. Die Tentakel ließen bei allen eine schmutzig-gelbliche Färbung erkennen, und bei einigen Exemplaren zeichnete sich die Pharynxgegend durch etwas hellere Färbung aus. Die Augenzahl betrug durchschnittlich rechts 33, links 38. Die Augenstellung ist im wesentlichen die gleiche wie bei *Sorocelis stummeri*. Die Pharynxlänge verhält sich zur Körperlänge wie 1 : 3,5. Die Zahl der Divertikel des unpaaren vorderen Darmastes belief sich auf 7—8 Paare, die der beiden hinteren Darmschenkel betrug je 18—20. Die hintersten Enden der letzteren näherten sich zwar sehr, vereinigten sich aber nicht (Fig. 4). Das männliche Copulationsorgan (Fig. 8) war bei sämtlichen untersuchten Exemplaren nur wenig gegen die Längsachse des Tieres geneigt und zeigte in seinem Bau eine nicht unbedeutende Ähnlichkeit mit der vorhergehenden Art. Die wesentlichsten Unterschiede liegen darin, daß die Samenblase eine mehr eiförmige Gestalt aufweist (Fig. 8) und der Ductus ejaculatorius nur eine markantere, etwa kugelförmige Auftreibung (Fig. 8 *deb*[1]) erkennen läßt. Die Muskulatur zeigt, wie aus

einem Vergleich der Figuren ersichtlich wird, eine etwas andre Anordnung, worauf bei der speziellen Beschreibung dieser Organe näher eingegangen werden soll. Hervorzuheben ist noch, daß, wie ebenfalls aus den beigegebenen Abbildungen zu ersehen ist, der Copulationsapparat von *Sorocelis gracilis* erheblich größer ist, als der von *Sorocelis stummeri*; die Länge des letzteren verhält sich zu der des Körpers wie 1 : 7. Die Gestalt und Lage des Uterus und des Uterusganges sind im wesentlichen dieselben wie bei der vorigen Art. Das Atrium läßt eine Scheidung in ein Atrium masculinum und ein Atrium genitale commune erkennen. In das letztere mündet seitlich der Uterusgang (Fig. 8 *seut*).

Fundort: Großer Almatinkabach, oberhalb der Waldregion bis zur Schneegrenze im Gletscherwasser (Gebiet des Balkaschsees), 2500—3000 m.

Sorocelis lactea nov. spec. (Fig. 5).

Länge 5,5—7,2 mm, Breite 2—2,5 mm. Die Farbe ist milchweiß bis leicht gelblich; die Hauptdarmäste sowie der Pharynx schimmern bei einzelnen Exemplaren mehr oder weniger deutlich in schwärzlicher Farbe durch. Die Augenzahl beträgt durchschnittlich rechts 20, links 23. Die Mundöffnung liegt hinter der Körpermitte; die Pharynxlänge beträgt ein Drittel der Körperlänge. Der vordere Hauptdarmast besitzt 6—7 Divertikelpaare, jeder der hinteren Darmschenkel ist mit zwölf sekundären Darmästen versehen. Bei den meisten Formen war eine Anastomose zwischen den hinteren Darmschenkeln zu konstatieren, jedoch, wie Fig. 5 zeigt, nicht bei allen. Charakteristisch für den Copulationsapparat (Fig. 9) ist die, in bezug auf das männliche Begattungsorgan (Fig. 10) ausgesprochen seitliche Lage des Uterus, sowie dessen etwas unregelmäßige, sackförmige Gestalt. Eine scharfe Scheidung zwischen Uterus und Uterusgang ist hier nicht möglich, da das Organ in seiner ganzen Länge von einem hohen Drüsenepithel ausgekleidet ist und nur die Muskulatur in der Nähe der Ausmündungsstelle in das Atrium verdickt erscheint. Das letztere weist eine Scheidung in ein ziemlich geräumiges Atrium genitale commune und ein kleines Atrium masculinum auf; in dieses mündet auf einer kurzen, stumpfen Papille der von einer mächtigen Muskelmasse umgebene Ductus ejaculatorius (Fig. 10 *pp*). Die bei dieser Art sehr umfangreiche Samenblase wird durch ein Septum, das von einer etwas exzentrisch gelegenen Öffnung durchbrochen ist, in zwei ungleiche Partien zerlegt.

Fundort: Kaschka-Su (Bach bei Przewalsk, Issyk-kul-Gebiet), 2000—2500 m.

Sorocelis sabussowi nov. spec. (Fig. 6).

Länge 5,2—6,1 mm, Breite 2,6—2,4 mm. Diese Art ist kaum zweimal so lang als breit und stellt die gedrungenste der hier beschriebenen Arten dar. Die Oberseite ist stärker gewölbt als bei den übrigen Formen. Die Farbe ist ein Gelblichweiß (ochroleucus) bis Hellocker. Die Augenzahl beläuft sich im Durchschnitt links auf 38, rechts auf 41; hier ist also die Augenzahl im Gegensatz zu der der drei andern Arten rechts größer. Die Mundöffnung liegt im Beginn des hintersten Körperdrittels. Das Verhältnis der Pharynxlänge zu der des ganzen Tieres verhält sich wie 1 : 3. Die Zahl der Divertikel des vorderen Darmastes beträgt sechs Paare; an der Außenseite eines jeden der beiden hinteren Darmschenkel zählte ich 14—22. Die Endzipfel des Darmes nähern sich einander nur wenig. Der seitlich vom männlichen Copulationsapparat (Fig. 12) gelegene, etwas unregelmäßig-keulenförmig gestaltete Uterus (Fig. 11) ist bis zu seiner Einmündung in das Atrium von Drüsenepithel ausgekleidet, und nur mit Rücksicht auf die erheblich stärkere Muskulatur kann man den distalen, steil abwärts gerichteten Teil desselben als Uterusgang bezeichnen. Das Atrium zeigt dieselben Verhältnisse wie bei *Sorocelis lactea.* Der Ductus ejaculatorius, welcher von einer mächtigen, vornehmlich aus Ringfasern gebildeten Muskulatur umgeben wird, mündet wie bei *Sorocelis lactea* auf einer kleinen Papille (Fig. 12 *pp*) in das Atrium; diese ist hier spitzer als bei der vorhergehenden Art und repräsentiert wie dort den Penis im engeren Sinne. Die eiförmige Samenblase, deren Epithel außerordentlich hohe Zotten bildet, die allerdings in minder starker Ausbildung auch bei den übrigen Arten auftreten, springt mit einer etwa kegelförmigen Papille in den trichterartig erweiterten Anfangsteil des Ausspritzungskanals vor.

Fundort: Karakul (Bach bei Przewalsk), obere Waldregion und Bel-Karai-Su, linker Nebenfluß des Djergalan (Issyk-kul-Gebiet).

Anatomischer Teil.

Epithel.

Wie bei den meisten Paludicolen, so besteht auch hier das einschichtige Körperepithel aus zwei Arten von Zellen: den gewöhnlichen Deckzellen (als Hauptmasse), und Klebzellen.

Die Deckzellen sind von cylindrischer Gestalt, ihr Umriß ist unregelmäßig polygonal. Die Höhenunterschiede des dorsalen und ven-

tralen Epithels sind ziemlich bedeutend. Die größte Differenz weist *Sorocelis gracilis* auf, bei welcher das Epithel dorsal eine Höhe von 12—17 μ, ventral 9—12 μ besitzt. Dann folgen *Sorocelis stummeri* (dorsal 10–15 μ, ventral 8–12 μ) und *Sorocelis lactea* (dorsal 11–16 μ, ventral 10—14 μ); sehr gering ist der Höhenunterschied bei *Sorocelis sabussowi* (dorsal 8—16 μ, ventral 7—15 μ). Geringe Schwankungen in der Größe zeigen die fast stets basal gelegenen, nur selten in der Mitte der Zellen befindlichen Kerne, welche eine ovale oder kugelige Gestalt aufweisen.

Cilien habe ich auf der Rückenseite nur bei einigen der geschlechtsreifen Individuen stellenweise aufgefunden; auf der ventralen Seite hingegen waren sie stets deutlich zu erkennen und erreichten hier eine Höhe von durchschnittlich 4—5 μ. Es scheint mithin dasselbe Verhältnis obzuwalten, wie es Böhmig[1], Chichkoff[2] und Sabussow[3] für andre Tricladen angegeben haben.

Die Stäbchen (Rhabditen), deren Länge auf der Rückenfläche zwischen 7 und 15 μ, auf der Bauchseite zwischen 6 und 13 μ bei einer Dicke von 2,7—3,8 μ schwankt, finden sich mit Ausnahme weniger Stellen im ganzen Epithel und sind von leicht spindelförmiger Gestalt, stumpfspitzig und kaum merklich gekrümmt. Im Gegensatz zu den Rhabditen der andern Formen sind die der größten Individuen von *Sorocelis sabussowi* auffällig dick; bei dieser Art stehen sie auch an der Bauchfläche nicht weniger dicht, als auf der Rückenfläche, während sie bei den übrigen Arten auf der letzteren stets mehr gehäuft sind; am zahlreichsten fand ich sie bei allen Arten in den lateralen Partien. Die Anordnung der Rhabditen in den Epithelzellen zeigt keine Besonderheiten, sie sind, wie gewöhnlich in den distalen Zellpartien, palisadenartig angeordnet. Ihre Bildung erfolgt hier, wie bei den meisten paludicolen Tricladen, in Drüsenzellen, die im Mesenchym gelegen sind; die Verbindung mit den Epithelzellen wird durch kanalartige Ausläufer der Rhabditenzellen vermittelt. Frei von Stäbchen sind: Die nächste Umgebung des Mundes und der Genitalöffnung, der Tentakeln und zum Teil auch die zwischen den letzteren befindliche Partie des Stirnrandes. Das noch zu besprechende eingesenkte Epithel ist stets rhabditenfrei. In der Nähe jener Stellen, an denen Stäbchen überhaupt fehlen, ist zunächst eine allmähliche Größenabnahme zu konstatieren, und es bleiben dann an den Grenzen der stäbchenlosen

[1] Böhmig (1), S. 375.
[2] Chichkoff (2), S. 449.
[3] Sabussow (14), S. 194.

Bezirke kleine, punktförmige Körperchen übrig, die, wie Böhmig[1] angibt, einen Saum unterhalb der Cilien bilden. Auch an Stellen, an denen die Stäbchen weniger dicht stehen, bemerkt man diese reduzierten Körperchen oft.

Nur an den Tentakeln, zum Teil auch am Stirnrand, ist ein eingesenktes Epithel vorhanden, dessen kernführende Teile 5—8 μ unterhalb der Basalmembran gelegen sind. Ab und zu finden sich zwischen den eingesenkten auch gewöhnliche Epithelzellen, ein Verhalten, welches Böhmig[2] für *Procerodes ohlini* angibt.

Die in reichlicher Menge vorhandenen Klebzellen zeigen die gleiche Verteilung, die Böhmig[3] bei den Maricolen gefunden hat. Nur ergibt sich dabei der Unterschied, daß bei den vorliegenden Arten kaum ein Höhenunterschied gegenüber dem gewöhnlichen Epithel zu bemerken ist.

Die Basalmembran erweist sich als eine strukturlose Membran, welche von protoplasmatischen Ausläufern der Deckzellen und den Ausführungsgängen der Drüsen durchbohrt wird. An der Rückenfläche ist sie etwas stärker (etwa 2 μ Dicke) als an den seitlichen Körperpartien und der Ventralseite.

Muskulatur.

Der Hautmuskelschlauch, welcher auf der dorsalen Seite erheblich schwächer entwickelt ist als auf der ventralen, setzt sich aus vier Schichten zusammen. Die durchschnittliche Dicke des Hautmuskelschlauches beträgt auf der Rückenseite ungefähr 9—14 μ, auf der Bauchseite 10—17 μ; etwas bedeutendere Maße, nämlich 11—16 μ bzw. 12—24 μ, weist allein *Sorocelis gracilis* auf. Eine auffällige Dicke zeigt der Hautmuskelschlauch in einiger Entfernung vom Vorderende.

Die bedeutende Differenz an der Rücken- und Bauchfläche wird hauptsächlich durch die vermehrte Zahl der inneren Längsmuskelfasern bedingt; jedoch ist auch ein allerdings geringer Unterschied in der Dicke der ventralen und dorsalen Muskelfasern selbst zu beobachten. Auffallend ist ferner, daß die drei ersten Muskelschichten dorsal weniger scharf geschieden sind als ventral.

Die erste, stets knapp unter der Basalmembran gelegene Lage wird durch einschichtige Ringmuskeln gebildet, welche besonders bei *Sorocelis lactea* und *Sorocelis sabussowi* einen ovalen Querschnitt besitzen, dessen längerer Durchmesser im allgemeinen senkrecht zur Oberfläche gestellt ist.

---

[1] Böhmig (1), S. 376. [2] Böhmig (1), S. 380. [3] Böhmig (1), S. 378.

Unmittelbar auf die Ringmuskeln folgt eine aus zarten Längsfasern bestehende Lage, die auf der dorsalen Seite oft nur sehr schwer erkennbar ist. Am besten zu erkennen war sie bei *Sorocelis sabussowi*.

Die sich anschließenden Diagonalfasern, die ihrer Zartheit wegen dorsal nur auf Flächenschnitten mit Sicherheit konstatiert werden konnten, sind in zwei Lagen angeordnet; die Fasern der einen verlaufen von rechts vorn nach links hinten, die andern von links vorn nach rechts hinten und kreuzen sich annähernd rechtwinkelig.

Die stärkste Lage des Hautmuskelschlauches wird von den stets sehr kräftigen, inneren Längsmuskeln gebildet. Sie zeigen einen mehr oder weniger wellenförmigen Verlauf und formen ziemlich lockere Bündel von 4 bis etwa 20 Fasern. Stets ist die Faserzahl der Bündel sowie der Durchmesser der einzelnen Fasern, dies aber in geringerem Maße, auf der Bauchseite größer als auf der Rückenseite. Am mächtigsten ist die innere Längsmuskellage bei *Sorocelis gracilis* ausgebildet, wo sie ventral im medianen Teil über 24 μ hoch wird. Bei den übrigen Formen schwankt die Höhe dorsal zwischen 7 und 10 μ, ventral zwischen 8 und 16 μ. *Sorocelis lactea* ist die muskelschwächste.

An der Bildung der Parenchymmuskulatur beteiligen sich die dorsoventral, transversal, schräg transversal und schräg longitudinal verlaufenden Muskeln. In größter Zahl sind die zuerst genannten vorhanden, welche zu lockeren Bündeln zusammentreten. Vom Pharynx und den Darmdivertikeln werden die Dorsoventralfasern oft sehr stark aus ihrer senkrechten Lage gedrängt und nehmen einen bogenförmigen Verlauf.

Die in geringerer Zahl vorhandenen Transversalmuskeln liegen vornehmlich ventral vom Darm und sind gleich den folgenden am stärksten bei *Sorocelis sabussowi* ausgebildet.

Die schrägtransversalen, auf die lateralen Partien des Körpers beschränkten muskulösen Elemente gleichen schiefgestellten Dorsoventralfasern, sie sind aber bei weitem nicht so kräftig und in so großer Zahl vorhanden wie diese. Man kann, wie bei den Maricolen (Böhmig[1]), zwei Verlaufsrichtungen unterscheiden; die einen ziehen vom Rückenteil gegen die lateralen Partien der Ventralfläche, die andern von der Bauchfläche zu den Seitenteilen des Rückens.

Die longitudinalen Fasern, welche dieselbe Lage haben wie Böhmig[2] für die Maricolen angibt, sind auf das Vorderende beschränkt.

---

[1] Böhmig (1), S. 386—388.

[2] Böhmig (1), S. 388.

Mesenchym.

Das Mesenchym zeigt an solchen Stellen, an denen es durch die vorhandenen Organe nicht zusammengepreßt oder in seiner Entfaltung gehindert wird, so besonders an jungen, noch nicht geschlechtsreifen Tieren, die typischen sternförmigen Zellen, deren Ausläufer zu anastomosieren scheinen. Die leicht ellipsoiden, chromatinarmen Kerne messen 3,6—6,2 μ in der Längsachse und bilden meist das Centrum der Zelle. Das Plasma färbt sich schwach rotviolett und ist sehr feinkörnig. Ist das Gewebe stark zusammengedrückt, so treten an die Stelle der sternförmigen Zellen spindelförmige. Die von den Zellen umschlossenen, rundlichen oder leicht polyedrischen Maschenräume enthalten im allgemeinen Reste einer wenig tingierbaren Substanz, und stellenweise liegen in ihnen freie Zellen, Stammzellen, in größerer Menge, welche WILHELMI[1] für »in Bildung begriffene Körperdrüsen (auch cyanophile) oder ruhende Zellen« hält. Sie unterscheiden sich von den früher erwähnten durch einen großen, rundlichen oder ovalen, sehr chromatinreichen Kern, dessen Durchmesser 8—11 μ mißt; das Plasma umgibt den Kern als ein schmaler Saum, der eine feinkörnige, fast homogene Beschaffenheit zeigt und sich rotviolett färbt.

Irgendwelche körnigen Pigmente sind nicht vorhanden, und es dürfte die umbrabraune Färbung von *Sorocelis gracilis* wohl auf ein diffuses Pigment, das entweder im Epithel oder im Mesenchym gelegen ist, zurückzuführen sein.

Körperdrüsen.

Gleich MICOLETZKY[2] dem Beispiel BÖHMIGS[3] folgend, werde ich die mit dem Pharynx in Beziehung stehenden Drüsen als »Pharynxdrüsen« erst bei Besprechung dieses Organs beschreiben, die übrigen aber im folgenden als »Körperdrüsen«.

Diese lassen sich in zwei scharf voneinander unterscheidbare Gruppen trennen: in die eosinophilen Kanten- und die cyanophilen Körnerdrüsen. Die ersteren senden ihre Ausläufer zu den Klebzellen, in denen sich das Secret anhäuft und die infolgedessen durch eine intensiv rote Farbe auffallen. Die sehr unregelmäßig geformten, schlauch- bis birnförmigen Drüsenkörper bilden eine Zone, welche der Körperkontur entlang verläuft. Am Vorderende und besonders am Hinter-

[1] WILHELMI (20a), S. 196.
[2] MICOLETZKY (11), S. 387.
[3] BÖHMIG (1), S. 393.

ende treten die Kantendrüsen in sehr mächtiger Ausdehnung auf. Betrachtet man den Verlauf ihrer Ausführungsgänge auf Querschnitten, so ergibt sich ein ähnliches Bild wie es Böhmig[1] für die Maricolen schildert. Es vereinigen sich zunächst mehrere Ausführungsgänge, um sich alsdann vor ihrem Eintritt in die Klebzellen wiederum mehrfach zu spalten.

Cyanophile Drüsen sind aller Orten im Mesenchym, besonders am Vorderende, in großer Zahl vorhanden; sie münden auf der ganzen Körperoberfläche nach außen, selbst im Bereiche der Tentakel fehlen sie nicht; besonders reichlich sind sie auf der Bauchseite, und zwar am dichtesten im ersten Drittel dieser angehäuft. Die Regeneration der Körnerdrüsen scheint hauptsächlich durch die vorhererwähnten Stammzellen zu geschehen, denn ich fand ein ähnliches Verhalten wie es Böhmig[2] für die Maricolen angibt. Es sind auch hier zwischen den typischen Stammzellen und Drüsenzellen alle möglichen Übergangsformen zu finden.

Die cyanophilen Drüsen sind von birn- oder keulenförmiger, zuweilen etwas unregelmäßiger Gestalt. Ihre Größe unterliegt nicht unbeträchtlichen Schwankungen (10—36 μ); ihr feinkörniges, zuweilen fast homogenes Secret färbt sich mit Hämatoxylin graublau. Von den Drüsenkörpern aus verlaufen die mehr oder weniger gewundenen Ausführungsgänge an die Oberfläche des Körpers.

Pharynx und Darm.

Der Pharynx ist ein cylindrischer Pharynx plicatus. Dicht vor dem Hinterende der Pharyngealtasche liegt die kreisförmige, mit einem Sphincter versehene Mundöffnung. Die Pharyngealtasche wird mit Ausnahme der hintersten Partie, in welcher sich ein aus kolbigen Zellen bestehendes Epithel vorfindet, von einem Plattenepithel ausgekleidet, welches einer sehr zarten Basalmembran aufsitzt und rundliche, wenig tingierbare Kerne enthält. An der Übergangsstelle in das Epithel des Pharynx finden sich die ersten eingesenkten Kerne; hier verstärkt sich auch die Muskulatur bedeutend, so daß man auch bei diesen Formen das Auftreten des eingesenkten Epithels als Grenze zwischen dem Pharynx und seiner Tasche (Jander[3]) auffassen kann. Die Muskulatur der Tasche ist sehr zart und besteht bei *Sorocelis lactea* und *Sorocelis sabussowi* aus einer sehr feinen Ring- und einer stärkeren Längs-

---

[1] Böhmig (1), S. 394; siehe auch Tab. XII, Fig. 3 *Kldr* und *Klz.*

[2] Böhmig (1), S. 397.

[3] Jander (7), S. 179—180.

muskellage; bei den übrigen ist das Verhältnis umgekehrt, ja die Längsfaserschicht ist zuweilen kaum auffindbar.

Am Pharynx lassen sich die von Böhmig[1] unterschiedenen neun Lagen nur im Endabschnitt des Organs in der typischen Weise deutlich erkennen.

Das Außenepithel ist durchweg eingesenkt, die Epithelialplatten werden 2,4—3 μ hoch und sind mit starken, fast ebenso langen Cilien dicht besetzt, die nur in der Lippenregion, wo die Speicheldrüsen ausmünden, fehlen. Die Basalmembran ist zart, aber deutlich als dunkle, feine Linie wahrnehmbar. Das Pharynxlumen ist nur im hinteren Drittel des Organs von einem mit Cilien versehenen eingesenkten Epithel ausgekleidet. In den übrigen Partien besteht dasselbe aus mehr oder weniger hohen, meist stark vacuolisierten Zellen, die der Cilien entbehren. Die allmähliche Umwandlung in ein eingesenktes Epithel wird für paludicole und maricole Formen in im wesentlichen übereinstimmender Weise beschrieben.

Die äußere Muskelschicht setzt sich aus Ring- und Längsfasern zusammen; die ersteren bilden Bündel von 4—8, die letzteren solche von 8—16 Fasern, doch ist hervorzuheben, daß bei diesen die Ausbildung der einzelnen Bündel keine so scharfe ist wie bei jenen. Eine Anordnung in Bündel zeigen auch die inneren Ring- und Längsmuskeln. Die inneren Ringfasern, welche eine 80—90 μ dicke Lage bilden, sind ebenfalls in Bündeln angeordnet, und das gleiche gilt für die inneren Fasern; die Dicke dieser Lage ist jedoch eine erheblich geringere, sie beträgt nur 18—22 μ. Die Radiärfasern bieten keine Besonderheiten.

Die überwiegende Hauptmasse der Pharynxdrüsen bilden die Speicheldrüsen, deren körniges Secret sich blaß bis hochrot färbt. Die Drüsen selbst liegen, wie zumeist, außerhalb des Schlundkopfes; im Innern des Pharynx finden sich nur die Ausführungsgänge. Sie münden vornehmlich an der Innenseite der Pharynxlippe aus, jedoch findet man auch an der ganzen Oberfläche zerstreute, unregelmäßig verteilte Ausmündungsstellen. Die mit Eosin hochrot tingierbaren Drüsen sind in der Überzahl vorhanden, die weniger zahlreichen, blaßroten liegen unregelmäßig zerstreut zwischen jenen. Die ein feinkörniges, hellblau gefärbtes Secret enthaltenden Ausführungsgänge der cyanophilen Drüsen sind in erheblich geringerer Menge vorhanden; sie münden zum Teil an der Pharynxlippe, zum Teil auch an der übrigen Pharynxober-

[1] Böhmig (1), S. 398.

fläche aus. Vereinzelt trifft man diese Drüsen im Pharynx selbst an, besonders in dessen vorderster Partie.

Die Nervenlage liegt in den vorderen zwei Dritteilen des Pharynx zwischen der äußeren Ringmuskellage und der Drüsenschicht, bzw. der letzteren und jener Zone, in welcher die Kerne der Epithelzellen enthalten sind; im hinteren Drittel dagegen rückt sie in die Drüsenzone und scheidet diese in eine äußere und eine innere. In den ersterwähnten Partien ist die Nervenlage sehr schwierig erkennbar, schärfer ausgeprägt fand ich sie im distalen Drittel; hier fallen besonders drei bis vier ringartige Verdickungen derselben auf.

Der Darm ist in der für alle Tricladen typischen Weise ausgebildet. Der unpaare Darmast reicht bis zur vordersten Gehirngrenze; das erste Divertikelpaar des vorderen Darmastes ist einfach, höchstens zweifach, die folgenden, besonders die letzten, drei- bis vierfach und meist dichotomisch verzweigt. Die Divertikel der beiden hinteren Darmschenkel sind nicht verzweigt oder nur gegabelt, nur das erste Divertikelpaar macht davon manchmal eine Ausnahme, indem es sich mehrmals gabeln kann.

Die immer nur in geringer Anzahl hinter dem Pharynx auftretenden Divertikel an der Innenfläche der Darmschenkel sind stets unverzweigt und kurz. Die Zahl der sekundären Darmäste wurde im systematischen Teil erwähnt; sie ist, besonders in bezug auf die hinteren Darmdivertikel, individuell starken Schwankungen unterworfen. Die konstanteste und auch geringste Anzahl weist *Sorocelis lactea* auf mit 17 bis 18 Paaren. Von den meist in der Dreizahl vorhandenen Divertikeln an der Innenseite der hinteren Darmschenkel anastomosierte das erste Paar konstant bei *Sorocelis stummeri*, das zweite bei *Sorocelis sabussowi*; *Sorocelis lactea* hingegen wies keine derartigen Anastomosen auf. Bald das eine, bald das andre Verhalten fand ich bei *Sorocelis gracilis*. Eine Vereinigung der hinteren Darmäste zeigten die meisten Exemplare von *Sorocelis lactea*.

An der Bildung des Darmepithels beteiligen sich die bekannten zwei Zellenarten, die assimilierenden Zellen und die Körnerkolben MINOTS[1]. Besonderheiten bieten weder die einen noch die andern.

Nervensystem.

Der centrale Teil des Nervensystems wird hier, wie bei allen Tricladen, durch das Gehirn und die ventralen Längsnerven repräsentiert.

---

[1] MINOT (12), S. 422.

Bezüglich der Grenze des Gehirns gegenüber den Markstämmen schließe ich mich der Auffassung Böhmigs[1] an, laut der das Hinterende des Gehirns an jener Stelle zu suchen ist, an welcher sich die vorderen Längsnerven mit den hinteren, den Markstämmen, verbinden. Da aber diese Vereinigungsstelle nicht immer mit der gewünschten Genauigkeit festzustellen war, so habe ich das Gehirn bis zum Auftreten des ersten, nicht mit zweifacher Wurzel aus dem Centralteil hervorgehenden Lateralnervenpaares[2] gerechnet.

Die Grundform des Gehirns ist ein flacher, vorn und hinten stark ausgehöhlter Pyramidenstumpf (Fig. 15 *gh*). Die dorsale Fläche ist stark, die ventrale nur schwach konkav. Von den Seitenteilen dieses Pyramidenstumpfes gehen die nach vorn und seitwärts, sowie etwas nach der Dorsalseite gerichteten flügelartigen Anhänge aus. Diese bestehen aus zahlreichen, fächerartig sich ausbreitenden, dicht nebeneinander, teilweise auch übereinander gelagerten Sinnesnerven, die sich bald nach ihrem Ursprung vielfach verästeln und miteinander anastomosieren. Ihre Zahl ist daher nicht mit Sicherheit festzustellen, beträgt aber stets mehr als 20. Die mehr ventral gelegenen Nerven dieser flügelartigen Fortsätze innervieren fast die ganze Kopflappenregion, während die mehr dorsalen ausschließlich, wie es scheint, zu den Augen verlaufen. Der Ganglienzellenbelag ist ein sehr dichter und erstreckt sich bis an die Basalmembran (Fig. 14 *bm*). Die rundlichen oder ovalen, stark tingierbaren Ganglienzellenkerne erreichen einen Durchmesser bis zu 9,5 μ; die meisten haben eine durchschnittliche Größe von 5,7—7,8 μ.

Die Länge des Gehirns mißt beim erwachsenen Tier 180—220 μ (Entfernung des vorderen Gehirnrandes vom hinteren), die Breite ließ sich nicht genau feststellen, da der Übergang des Gehirns in die seitlichen Flügel ganz allmählich geschieht. Man kann jedoch sagen, daß bei *Sorocelis gracilis* die Gehirnbreite die Länge um das Doppelte, bei *Sorocelis sabussowi* um das Vierfache übertreffen dürfte; die Mitte halten *Sorocelis stummeri* und *Sorocelis lactea* inne.

Das Gehirn setzt sich bei den vorliegenden Arten aus vier Ganglienpaaren zusammen; jedem Paar entspricht eine kräftige Commissur (Fig. 15 K^1—K^4), ein Paar Dorsalnerven und ein Paar Lateralnerven. Die erste Gehirncommissur, welche den vorderen Rand der Fasermasse bildet, liegt von allen Commissuren am meisten dorsal und besteht

---

[1] Böhmig (1), S. 429—435.

[2] Anmerkung Böhmig (1), S. 422—423.

aus wenigen, aber starken Faserbündeln. Ihr entsprechen der Lage nach das erste dorsale und laterale Nervenpaar. Die zweite, etwas tiefer als die erste gelegene, Commissur ist stets ein wenig stärker als diese. Die betreffenden Dorsalnerven liegen um ein geringes mehr lateral als die des ersten Paares; die Lateralnerven zeichnen sich durch bedeutendere Dicke aus. Die dritte Commissur ist durch einen nur unbedeutenden Zwischenraum von der zweiten getrennt (Fig. 15), ihre Lage ist eine noch tiefere. Das ihr entsprechende Dorsalnervenpaar spaltet sich nahe seinem Ursprung in zwei ungefähr 6 μ starke Äste und tritt, abgesehen von *Sorocelis sabussowi*, mehr median als das zweite aus dem Gehirn aus. Die Wurzeln des entsprechenden Lateralnervenpaares sind von auffallender Dicke. Die hinterste, vierte Commissur, welche von der vorhergehenden durch einen 18—28 μ weiten Zwischenraum getrennt ist, erinnert durch ihre stark ventrale Lage und ihre größere Breite schon mehr an die Commissuren der hinteren Längsnervenstämme. Die entsprechenden Dorsalnerven sind wie die vorigen bis nahe an die Wurzel in zwei Äste gespalten, von denen der eine, der äußere, oft einen schräg nach der Seite gerichteten Verlauf zeigt. Im Verhältnis zum dritten Dorsalnervenpaar ist das vierte mehr lateral gelegen, bei *Sorocelis gracilis* ist dies am auffälligsten.

Von jenen Nerven des Gehirns, die Böhmig[1] und Micoletzky[2] mit den Bezeichnungen N^{I}—N^{VIII} versehen haben, konnte ich an den von mir untersuchten Formen nur die Nerven I und II (Fig. 15 N^{I}, N^{II}) feststellen. Die übrigen, von den genannten Autoren konstatierten Gehirnnerven werden bei dem hier beschriebenen Material durch die Nerven vertreten, welche die flügelartigen Ausläufer der Gehirnmasse bilden.

Der Verlauf der Nerven I ist ein ähnlicher wie bei *Planaria alpina*[3] sie entspringen am vorderen, inneren Gehirnrand und ziehen in gerader Richtung bis nahe an den Stirnrand, wo sie sich in einem abwärts gerichteten Bogen mit den, unmittelbar über dem Hautmuskelschlauch verlaufenden, vorderen Längsnerven α, vereinigen (Fig. 15 α). Vor dem Gehirn ist das vordere Längsnervenpaar durch vier feine Commissuren ($K\alpha$) miteinander verbunden, innerhalb der Gehirnregion zeigen sich weitere vier, den Gehirncommissuren entsprechende Querverbindungen.

---

1 Böhmig (1), S. 411, 412.
2 Micoletzky (11), S. 394.
3 Micoletzky (11), S. 394

Die Nerven II sind wie die Nerven I kräftig entwickelt und steigen in einem Winkel von ungefähr 45° gegen die Dorsalseite an, wo sie sich im Mesenchym ohne Bildung markanter Äste aufsplittern. Der Ganglienzellbelag ist, wie es auch BÖHMIG[1] und MICOLETZKY[2] für ihr Material angeben, ein unbedeutender, so daß man diese Nerven, der Ansicht der genannten Autoren folgend, wohl als motorische bezeichnen darf.

Die Ganglienzellen, welche die Rindenschicht des Gehirns bilden, zeigen unter sich keine derartigen Verschiedenheiten, wie sie z. B. MICOLETZKY[3] beschreibt. Die rundlichen bis ovalen, sehr chromatinreichen Kerne messen im Mittel 6—8,6 μ. Der größte Durchmesser der ovalen Kerne mißt bis 10,7 μ. Das Zellplasma umgibt den Kern meist nur als schmaler Saum. Auf der dorsalen Seite des Gehirns, besonders im Beginn der flügelartigen Fortsätze, ist der Ganglienzellenbelag sehr dick. Die unipolaren Zellen befinden sich wie bei den Maricolen in großer Überzahl, jedoch sind bipolare Zellen häufig nachweisbar, viel seltener multipolare.

Die sogenannte »Substanzinsel« (Fig. 14 *si*) besteht aus Ganglienzellen, sowie relativ zahlreichen, dorsoventralen Muskelfasern. Die letzteren durchsetzen auch in großer Anzahl, aber nie in Bündeln, die ganze Gehirnmasse. Die Lage der Substanzinsel ist die gleiche wie sie BÖHMIG[4], IJIMA[5] u. a. angegeben haben. Außer dieser großen Substanzinsel in jeder Gehirnhälfte findet man noch eine nicht geringe Anzahl kleinerer (*SiKl*), die größtenteils im basalen Teil der flügelartigen Anhänge gelegen sind.

Die hinteren Längsnervenstämme, die den seitlichen Konturen des Körpers folgen, ziehen bis an das Hinterende, wo sie sich schließlich im Mesenchym verlieren. Ihr ovaler Querschnitt, dessen größerer Durchmesser ungefähr 100 μ am Beginn der Nerven beträgt, ändert sich bis zur mittleren Pharyngealgegend fast nicht (Fig. 15). Von der Mundöffnung an verschmälern sich die Längsnervenstämme allmählich stark, so daß sie in der Gegend der letzten Commissur nur noch 6—10 μ im Querschnitt messen. Aus der Zählung der Commissuren, welche die Längsnerven im ganzen Verlauf strickleiterartig verknüpfen, ergaben sich folgende Resultate:

---

[1] BÖHMIG (1), S. 413.

[2] MICOLETZKY (11), S. 394.

[3] MICOLETZKY (11), S. 395—397.

[4] BÖHMIG (1), S. 411.

[5] IJIMA (8), S. 75, 76.

Species	Zahl der Commissuren	Länge der Tiere	Reife
Sorocelis stummeri	36	3,61 mm	nicht geschlechtsreif
Sorocelis gracilis	74	6,83 mm	geschlechtsreif
Sorocelis lactea.	42	4,28 mm	nicht geschlechtsreif
	58	6,12 mm	geschlechtsreif
Sorocelis sabussowi. . . .	56	2,98 mm	nicht geschlechtsreif

Die Aufeinanderfolge und Stärke der Commissuren ist durchaus keine gleichmäßige[1]. Sehr zarte Commissuren folgen meist dicht aufeinander, nach größeren Zwischenräumen tritt gewöhnlich eine besonders starke auf[1]. Ansehnlichere Commissuren finden sich bei allen Arten kurz vor den Keimstöcken (*ovr*), sowie vor der Mund- und Genitalöffnung (*mö* und *pg*). Außerdem waren bei *Sorocelis gracilis*, die ich diesbezüglich am genauesten untersuchte, die 13., 19., 24., 27. und 28., 33., 41. und 42., 48. bis 50., 53., 59., 63., 66. und 67., 71. bis 73. Commissur stärker als die übrigen entwickelt. Bei einem sehr jungen Exemplar derselben Art fand ich an Stelle der auffallend starken Commissuren zwei einander sehr genäherte, schwächere vor dem Mund und der Genitalöffnung, was vielleicht darauf schließen läßt, daß alle verstärkten Commissuren der hinteren Längsnerven ursprünglich von zusammengerückten, miteinander verschmolzenen Commissuren herzuleiten sind.

Jeder Commissur entspricht ein Paar von dorsalen und ein Paar von lateralen Nerven (Fig. 15 *NI*). Erstere steigen ungefähr senkrecht zur Rückenfläche auf und verlieren sich im Mesenchym. Die Mächtigkeit der Dorsal- und Lateralnerven entspricht stets der ihnen zugehörigen Commissur. Ein Ineinanderübergehen der hintersten Enden der Längsnerven findet nicht statt; dieselben verlieren sich bald nach der letzten, relativ kräftigen Commissur im Mesenchym des Schwanzteiles. Die entsprechenden Lateralnerven der vier bis fünf letzten Commissuren sind kürzer als die vorhergehenden und lassen sich nicht wie diese bis an den Körperrand verfolgen.

Dorsale Längsnerven sind nicht vorhanden, wohl aber ist der nach innen vom Hautmuskelschlauche gelegene, sonst zarte, periphere Nervenplexus im mittleren Teil des Rückens kräftiger ausgebildet. Dies gilt auch für den ventralen Plexus im vorderen Teil des Körpers; hier sind hauptsächlich Längsfaserzüge vorhanden, die mit wenigen, sie verbindenden Querfaserzügen eine Art zarten Netzwerkes bilden.

[1] Kennel (9), S. 464.

Sinnesorgane.

Als Sinnesorgane nehme ich die breiten, lappigen Tentakel in Anspruch. Typische Sinneszellen konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen. Es scheint mir aber als sehr wahrscheinlich, daß zahlreiche, feine Nerven die Basalmembran durchbrechen und in die hier rhabditenfreien Epithelzellen eindringen.

Der Lage der Augen wurde schon bei den Speciesbeschreibungen gedacht (Fig. 2 und 6). Die vordersten Augen liegen dicht hinter der Mitte des Stirnrandes; das rechte und linke Augenfeld grenzen hier so nahe aneinander, daß es bisweilen schwer fällt, zu entscheiden, welcher Seite die betreffenden Augen angehören. Die am weitesten rückwärts liegenden finden sich ungefähr 0,6 mm hinter der halsartigen Einschnürung. Die Anordnung der Augen innerhalb der Streifen ist sehr unregelmäßig; bald stehen sie zu fünf bis acht in kleinen Reihen nebeneinander, bald in dicht gedrängten Haufen, bald isoliert, bisweilen in kleinen, ringförmigen Gruppen, wie dies besonders hinter der Kopflappenregion zu beobachten ist (Fig. 2 und 6). Ich habe mich vergeblich bemüht, in der Anordnung der Augen innerhalb ihrer Felder eine Gesetzmäßigkeit zu finden. Es läßt sich nur sagen, daß die größeren Gruppen, besonders an großen, vermutlich alten Tieren, vornehmlich hinter den Tentakeln zu finden sind. Auf den letzteren liegt nur selten einmal ein einzelnes, gleichsam versprengtes Auge.

Äußerlich erscheinen die Augen als rundliche, dunkelbraune Punkte; ihre Form ist ellipsoid, der größere Durchmesser beträgt 24—28, der kleinere 16—19 μ. Der Pigmentbecher, dessen Wandstärke eine Dicke von 6,4—7,5 μ erreicht, dürfte nur aus einer einzigen Zelle bestehen, wie es Hesse[1] für jenen Typus der Turbellarienaugen angibt, der durch das Auge von *Planaria torva* repräsentiert wird. Allerdings schien es in vereinzelten Fällen, als ob mehr als eine Zelle vorhanden sei. Das Pigment tritt in Form von 0,8—1,5 μ großen, gelbbraunen Kügelchen auf. Die Becheröffnung, welche von einer linsenartig verdickten Membran verschlossen wird, ist dorsal oder seitwärts gerichtet. Stets enthält der Pigmentbecher, auch an ganz jungen Individuen, zwei ovale, wenig gefärbte Retinakolben, deren Verbindung mit den Retinazellen nicht festzustellen war.

---

[1] Hesse (6).

Excretionsorgan.

Alle hier beschriebenen Formen ließen zwei Paare dorsaler Hauptkanäle erkennen, und jeder dieser Kanäle öffnet sich, wie aus dem Schema (Fig. 15) ersichtlich ist, durch eine größere Anzahl von Poren nach außen. Der Ventralseite gehört sicher ein Paar von Excretionskanälen an, die in der Gegend der ventralen Markstämme gelegen sind; sie bilden gleich den dorsalen, mit denen sie an einzelnen Stellen zusammenhängen, Knäuel, entbehren aber eigner Poren, durch die sie mit der Außenwelt in Verbindung stehen würden.

Leider waren fast alle Exemplare stark gekrümmt, also zu Querschnitten nicht geeignet, so daß, wie bei der Zählung der Commissuren, die Zahl der zur Untersuchung geeigneten Exemplare eine geringe war.

Die der dorsalen Körperregion angehörigen vier Hauptkanäle treten erst im Bereich des Gehirns oder dicht hinter demselben als scharf ausgeprägte Kanäle auf. Vor dem Gehirn finden wir ein Netz kleiner Kanäle vor, die aus der Verästelung der Hauptexcretionsstämme hervorgegangen sind. Knäuel sowie Poren sind in dieser Körperpartie nicht vorhanden. Die Hauptkanäle lassen sich in ein mediales, ungefähr über den Markstämmen gelegenes und ein laterales Paar scheiden. Die Stämme des letzteren Paares sind in ihrem Verlauf stärker und unregelmäßiger gewunden und auch etwas stärker ausgebildet als die medialen Kanäle; sie liegen zwischen den letzteren und dem Körperrande, diesem meist etwas mehr genähert. Zuweilen nähern sich die Hauptexcretionskanäle einer Körperhälfte so, daß es großer Aufmerksamkeit bedarf, sie auseinander zu halten. Überdies treten auch zwischen den medialen und lateralen Kanälen Anastomosen auf, die aber weder symmetrisch angeordnet sind, noch irgendwelche Regelmäßigkeit aufweisen. An sogenannten Inselbildungen ist das laterale Kanalpaar besonders reich; dieselben nehmen manchmal einen knäuelartigen Charakter an und erstrecken sich oft bis in die Nähe des Körperrandes sowie zwischen die Darmdivertikel, und erreichen sogar in manchen Fällen fast die Ventralfläche. Ob zwischen den medialen dorsalen Kanälen Anastomosen bestehen, vermag ich nicht mit Sicherheit zu entscheiden, es erscheint mir aber ihr Vorhandensein wahrscheinlich, da ich zuweilen feine Kanälchen beobachtete, die Verbindungen herzustellen schienen.

Die Zahl der vorhandenen Knäuel und Poren der dorsalen Kanäle weist, wie die beigefügte Tabelle zeigt, bei den verschiedenen Arten bedeutende Differenzen auf, Differenzen, die hier größer sind, als es

nach MIKOLETZKY[1] und UDE[2] bei den von diesen untersuchten Species der Fall ist. Häufig liegt der einem Knäuel zugeordnete Porus in dessen nächster Nähe, zuweilen ist er aber weit abgerückt. Im ersten Fall steigt der vom Knäuel abzweigende Ausführungsgang, der in bezug auf Kaliber und Wandstärke mit dem Hauptkanal übereinstimmt, ziemlich senkrecht gegen die Rückenfläche an, durchbohrt die Basalmembran und tritt, so viel ich sehen konnte, zwischen den Epithelzellen nach außen. Manchmal, ja verhältnismäßig häufig, zieht jeder der Ausführungskanäle in sehr schräger Richtung gegen die Oberfläche des Körpers und dann ist auch, wie MICOLETZKY[3] erwähnt, der Nachweis des Porus erschwert. · Ampullenartige oder trichterförmige Anschwellungen vor der Durchbohrung der Basalmembran traf ich sehr selten und dann auch nur andeutungsweise an. Das Kaliber und die Wandstärke der Dorsalkanäle schwankt zwischen 2,2 und 3,4 μ, hie und da kommt eine kurze Erweiterung des Kanales auf 2,8—4,8 μ vor. Da ich, wie auch BÖHMIG[4], KENNEL[5] und UDE[6], keine Zellgrenzen wahrnehmen konnte, so war es mir unmöglich, zu entscheiden, ob das Kanallumen inter- oder intracellulär ist; da ich aber, wie auch MICOLETZKY[7] bei *Planaria alpina*, öfter die Kerne einander gerade gegenüberliegend gefunden habe, so neige ich mit dem letzterwähnten Untersucher und KENNEL[8] der Ansicht zu, daß das Kanallumen intercellulär ist. Bezüglich der Zahl der Knäuel und Poren verweise ich auf das beigegebene Schema (Fig. 15) und die Tabelle, aus denen auch der Mangel jedweder segmentalen Anordnung hervorgeht.

Die ventralen Kanäle sind viel zarter und weniger deutlich erkennbar als die dorsalen. Ihr Lumen schwankt zwischen 0,8 und 1,4 μ, die Wandstärke zwischen 0,9 und 1,6 μ. Das Plasma färbt sich blaßrosa im Gegensatz zu dem der dorsalen Kanäle, an welchen es stets mehr oder weniger satt rosarot tingiert war. Während bei den dorsalen Hauptkanälen die Begrenzung gegen die umgebenden Gewebe meist eine ziemlich scharfe ist, ist das bei den ventralen nicht der Fall; bei diesen erscheint sie meist verschwommen. Die ovalen, wenig färbbaren Kerne treten nur selten deutlich hervor; noch viel seltener sah

[1] MICOLETZKY (11), S. 413.
[2] UDE (21), S. 246.
[3] MICOLETZKY (11), S. 408.
[4] BÖHMIG (1), S. 441.
[5] KENNEL (9), S. 463.
[6] UDE (21), S. 248.
[7] MICOLETZKY (11), S. 207.
[8] KENNEL (9), S. 463, 464.

ich Spuren von Cilien, während solche an einigen besonders günstigen Stellen der dorsalen Knäuel deutlich zu erkennen waren. Die ventralen Kanäle liegen fast immer in nächster Nähe der Markstämme, ja manchmal sind sie diesen direkt angelagert. Wegen ihrer großen Zartheit war es mir nicht möglich, diese Kanäle ununterbrochen zu verfolgen (nur die Knäuel traten deutlich hervor), und darum vermag ich auch nicht mit voller Sicherheit zu entscheiden, ob ein mediales und ein laterales Kanalpaar vorhanden ist, halte es aber für möglich.

Bei *Sorocelis lactea* lagen außerhalb und innerhalb der Längsnervenstämme gleich viele ventrale Knäuel, während bei dem von *Sorocelis sabussowi* untersuchten Exemplare rechts vier Knäuel außerhalb, acht innerhalb, links dagegen acht außerhalb und vier innerhalb von den Markstämmen zu zählen waren. Bei dem von *Sorocelis stummeri* untersuchten Individuum lagen von den zwölf ventralen Knäueln links der dritte, rechts der erste und vierte nach innen von den Längsnervenstämmen; zwei linke und drei rechte Knäuel waren über die Markstämme verschoben. Bei dem zu dem Schema (Fig. 15) verwendeten Tiere von *Sorocelis gracilis* fand ich rechts 26, links 22 ventrale Knäuel an der Außenseite der Längsnervenstämme, während an deren Innenseite rechts 27, links 28 gezählt wurden. Wie bei *Sorocelis stummeri*, so lagen auch bei den übrigen Arten stets einige Knäuel über den Längsnerven. Bezüglich der Anastomosen zwischen den ventralen Kanälen gilt dasselbe, was ich vorhin hinsichtlich der dorsalen Kanäle gesagt habe.

Verbindungen mit diesen letzteren sind häufig zu konstatieren, und zwar fast nur mit den medialen. Bei *Sorocelis sabussowi* zählte ich links fünf, rechts vier solcher Verbindungen, bei *Sorocelis gracilis* beiderseits zehn. Sehr auffallend erscheint es, daß bei keiner der hier untersuchten Formen ein ventraler Porus mit Sicherheit nachweisbar war, ebenso auch keine Ansätze zu Ausführungsgängen. Betrachtet man aber die Verhältnisse, wie sie an einem vollkommen geschlechtsreifen Tier zu finden sind (Fig. 15), so fällt die große Zahl der Poren auf der dorsalen Fläche gegenüber der Zahl der dorsalen Knäuel auf, zugleich auch die große Zahl der ventralen Knäuel gegenüber den dorsalen. Diese beiden Tatsachen scheinen miteinander in Beziehung zu stehen, in der Weise, daß die in den ventralen Knäueln angesammelten Excretionsprodukte durch die früher erwähnten Verbindungen den Rückenkanälen zu geleitet und durch deren Poren nach außen entleert werden. Eine direkte Verbindung von ventralen Knäueln mit den Poren konnte ich nirgends beobachten.

Die hier beschriebenen Formen schließen sich den Maricolen[1] und unter den Paludicolen *Planaria gonocephala*[2] insofern an, als bei ihnen ventrale Kanäle vorhanden sind, die den meisten Paludicolen fehlen. Es besteht auch mit den erstgenannten Formen und weiterhin mit *Planaria alpina*[3] insofern eine Übereinstimmung, als sich auch hier zwei Paare dorsaler Kanäle verfinden. Ein Unterschied würde sich aber den Maricolen und *Planaria gonocephala* gegenüber ergeben, insofern bei dem mir vorliegenden Material ventrale Poren vollständig zu fehlen scheinen. Nach MICOLETZKYS[4] Untersuchungen soll auch *Planaria polychroa* ventrale Kanäle, Knäuel und Poren besitzen. WILHELMI[5] bestreitet dies und erkennt den Besitz ventraler Gefäßstämme von den fünf von ihm untersuchten Paludicolen nur *Planaria gonocephala* zu. In der jüngst erschienenen Arbeit von STEINMANN[6] sind für *Planaria teratophila* ganz ähnliche Lageverhältnisse für die Excretionskanäle angegeben, wie für die hier behandelten Arten; jedoch bedarf das Excretionssystem der genannten Planarie noch eingehender Untersuchung. Zu abweichenden Resultaten gelangte in neuester Zeit WILHELMI[7]: »Meine Abbildungen und Beschreibungen der dorsalen Kanäle von *Procerodes ulvae* zeigen aber, daß es ganz zwecklos ist, zu streiten, ob ein oder zwei Paare dorsaler Kanäle vorhanden sind, und ferner zeigen sie, daß man nicht Haupt- und Nebengefäße unterscheiden kann, daß letztere vollkommen in erstere übergehen. Ich glaube, daß die gleichen Verhältnisse für die Süßwassertricladen gelten, wenngleich ich nicht bezweifle, daß für die einzelnen Arten die Verzweigung der dorsalen Kanäle nach Zahl und Lage Verschiedenheiten aufweist.« Wie aus den im vorigen mitgeteilten Beobachtungen hervorgeht, trifft diese Vermutung für die hier vorliegenden Arten nicht zu.

Mit Rücksicht auf die neuesten Untersuchungen MRÁZEKS[8] an mehreren Süßwassertricladen und den jüngsten Befunden WILHELMIS[9] und MARKOWS[10] an Maricolen, welche ein ausgedehntes Excretionssystem im Pharynx erwiesen haben, wandte ich auch dem Pharynx

[1] BÖHMIG (1), S. 439—442.
[2] UDE (21), S. 244—248.
[3] MICOLETZKY (11), S. 405 f.
[4] MICOLETZKY (11), S. 407—408.
[5] WILHELMI (20a), S. 216.
[6] STEINMANN (17), S. 172, 173.
[7] WILHELMI (20a), S. 208—214.
[8] MRÁZEK (13), S. 64—72.
[9] WILHELMI (20a), S. 205.
[10] MARKOW (9a), S. 481—483.

Untersuchte Art	Knäuel und Poren der Excretionskanäle										Gan-glien-paare d. Längs-nerven u. des Gehirns	Darm-diver-tikel-paare	Gesamt-länge des unter-suchten Tieres
	dorsal								ventral				
	links				rechts				links	rechts			
	lateral		medial		medial		lateral						
	Knäuel	Poren	Knäuel	Poren	Knäuel	Poren	Knäuel	Poren	Knäuel				
Sorocelis gracilis	26	24	23	29	31	36	27	39	50	53	78	25—23	6,83
Sorocelis stummeri . . .	7	2	6	2	6	5	7	4	5	5	40	17—26	3,61
Sorocelis lactea	7	3	6	3	6	1	8	4	6	6	46	18—20	4,28
Sorocelis sabussowi . .	11	8	8	5	8	5	11	8	12	12	60	20—28	2,98

meiner Tiere besondere Aufmerksamkeit zu, kam aber zu denselben negativen Resultaten wie Micoletzky[1] und früher auch Wilhelmi[2]. Trotzdem zweifle ich nicht, daß auch bei den vorliegenden Formen sich Excretionskanäle im Pharynx vorfinden, nur sind dieselben allem Anschein nach selbst dann schwer nachweisbar, wenn sich auch in den übrigen Körperpartien diese Organe ohne Mühe auffinden lassen.

Geschlechtsorgane.

Die Zahl der Hoden beträgt bei *Sorocelis gracilis* 45—50, bei *Sorocelis stummeri* 18—22, bei *Sorocelis lactea* und *sabussowi* 16—20 Paare, und zwar finden sie sich nur in dem von den Längsnerven eingeschlossenen Mittelfelde. Sie beginnen dicht hinter den Keimstöcken und erstrecken sich bis zur Pharynxinsertion. Bei jugendlichen Individuen besitzen sie stets eine eiförmige Gestalt und reichen nicht bis über die halbe Körperhöhe hinaus, bei älteren, in voller Geschlechtsreife befindlichen Tieren dehnen sie sich erheblich weiter gegen die Rückenfläche aus, ihre Form ist dann oft eine unregelmäßige. Die dem Pharynx zunächst gelegenen Hoden waren bei den von mir untersuchten Exemplaren in ihrer Entwicklung weiter vorgeschritten als die dem Vorderende genäherten. Eine Tunica propria ist immer vorhanden; sie besteht aus stark abgeplatteten, mit linsenförmigen Kernen ausgestatteten Zellen. Der Innenfläche der Tunica liegen die rundlichen oder eiförmigen Spermatogonien an, deren intensiv blau tingierte, außerordentlich chromatinreiche Kerne im Mittel 6—8 μ

[1] Micoletzky (11), S. 405.
[2] Wilhelmi (20), S. 552, 553.

messen. Die Spermatogonien liegen oft so dicht gedrängt, daß sie durch den gegenseitigen Druck eine polyedrische Gestalt annehmen. Dann folgen die Spermatocyten erster und zweiter Ordnung, dann die Spermatiden, die je nach dem Grad ihrer Reife das Testikellumen in mehr oder weniger lockeren Bündeln erfüllen. Im Lumen selbst und in den ausleitenden Organen sieht man bei vollkommen reifen Tieren die 0,4—0,5 μ dicken Spermien in Bündeln angeordnet, oder auch zu dichten Knäueln vereinigt.

Die Verbindung der Testikel mit den Vasa deferentia wird nur bei *Sorocelis gracilis* durch besondere Vasa efferentia vermittelt. Diese stellen bis 64 μ lange Röhren von gleichmäßigem Kaliber dar, die von den Hoden in ungefähr senkrechter, selten schräger Richtung zu den Vasa deferentia absteigen. Wo das Plattenepithel des Vas efferens in das der Hoden übergeht, findet sich eine mit Cilien besetzte Verdickung der Wandung, genau in der Art, wie es Böhmig[1] abbildet. Ebenso sind die Vasa efferentia mit einem cilientragenden Epithel versehen, auch die Vasa deferentia besitzen bei dieser Art ein solches. Bei den übrigen Arten, bei denen die Testikel mit ihrem basalen Teil den Vasa deferentia direkt aufsitzen, konnte ich in den letzteren Cilien nicht mit voller Sicherheit nachweisen.

Die Samenleiter (*vd*) liegen den Längsnervenstämmen ziemlich dicht an und berühren den Hautmuskelschlauch direkt. Hinter dem Pharynx wenden sie sich dorsal und seitlich der Samenblase zu, in welche sie getrennt voneinander einmünden. Bei *Sorocelis gracilis* machen sie vor der Einmündung eine kleine S-förmige Biegung.

Bei *Sorocelis stummeri* und *Sorocelis lactea* schwankt das Kaliber der Samenleiter zwischen 9 und 14 μ, bei *Sorocelis gracilis* und *sabussowi* hingegen beginnt im Bereich der Pharynxmitte das Gebiet der sogenannten »falschen Samenblasen« (*fsb*), in welchen das Kaliber außerordentlich zunimmt. Am mächtigsten entwickelt waren die falschen Samenblasen bei *Sorocelis gracilis.* Sie nehmen hier gegen die Samenblase an Mächtigkeit zu, und in einem Exemplar war die letzte Auftreibung so groß (720 μ im Durchmesser) und so dicht mit Spermien erfüllt, daß das darüberliegende Stück des Samenleiters aus seiner normalen Lage gedrängt wurde.

Die Samenleiter besitzen eine zarte Muskulatur (*rm*, *lm*), die aus einer Ring- und einer Längsmuskellage besteht. Bei *Sorocelis stummeri* und *gracilis*, besonders aber bei der letzteren, der muskel-

[1] Böhmig (1), Tab. XV, Fig. 4.

kräftigeren, ist die Ringmuskulatur stärker entwickelt, die Längsmuskeln sind hingegen nur schwach ausgebildet; *Sorocelis lactea* und *sabussowi* verhalten sich umgekehrt. Eine sehr dünne Längsmuskulatur besitzen die Vasa deferentia von *Sorocelis lactea*; erst kurz vor der Einmündung in die Samenblase tritt eine Ringmuskellage hinzu, beide bilden dann eine verhältnismäßig dicke Muskellage.

Bemerkt sei noch, daß die Samenleiter im Bereich der mächtigen Muskulatur der Samenblase von einer mehrfachen Ringmuskellage umgeben werden.

70—150 μ hinter dem Gehirn liegen nach innen von den Markstämmen, diese mit der Ventralfläche berührend, die beiden Keimstöcke (Fig. 15 *ovr*), deren Längendurchmesser 110—160 μ mißt und gegen die Hauptachse des Tieres bei *Sorocelis gracilis* und *Sorocelis stummeri* stark, bei *Sorocelis lactea* und *Sorocelis sabussowi* nur wenig geneigt ist. Das Verhältnis zwischen dem Längendurchmesser und dem Querdurchmesser schwankt zwischen 3 : 2 und 4 : 3. Meistens sind die beiden Keimstöcke ungleich groß und liegen auch nicht gleichweit vom Gehirn entfernt (Fig. 15).

Eine Tunica propria läßt sich sich an günstigen Stellen als feine, höchstens 1 μ starke, dunkelrot gefärbte Linie unterscheiden; die ihrer Innenseite anliegenden Plattenzellen, die Randzellen, stehen mit den ziemlich spärlich vorhandenen Stromazellen in Verbindung. Ihr Plasma tingiert sich schwach rot, das der länglichen, bis 6,5 μ messenden Kerne färbt sich mit Hämatoxylin intensiv. In bezug auf Größe und Anordnung der Keimzellen zeigen sich zwischen *Sorocelis stummeri* und *Sorocelis lactea* einerseits, zwischen *Sorocelis gracilis* und *Sorocelis sabussowi* anderseits auffallende Übereinstimmungen. Bei den beiden erstgenannten Arten messen die größten Keimzellen 38 μ, die Kerne 19 μ; sie liegen größtenteils im centralen Teil der Keimstöcke und werden von den kleineren Zellen umhüllt. Bei *Sorocelis gracilis* und *Sorocelis sabussowi* sind die Keimzellen im wesentlichen von gleicher Größe; eine bestimmte Anordnung der etwas größeren (Zelldurchmesser: 40 μ, Kerndurchmesser: 24 μ) in bezug auf die kleineren ist nicht erkennbar. Das Cytoplasma der jüngeren Keimzelle bildet um den Kern eine nur verhältnismäßig dünne Zone, während bei den in der Entwicklung fortgeschritteneren der Plasmaleib erheblich größer ist und eine verschiedene Färbung in den centralen und peripheren Partien aufweist, insofern sich die ersteren bedeutend stärker tingieren als die letzteren. Weiterhin zeigt das Plasma in der Umgebung des Kernes ein feingranuliertes Aussehen und eine konzentrische

Schichtung. In den peripheren Partien ist es weniger dicht und läßt von einer konzentrischen Anordnung der hier befindlichen Körnchen nichts erkennen. Bezüglich des Aussehens der Kerne kann ich auf die Befunde Böhmigs[1] an *Procerodes ulvae* verweisen, da hier die gleichen Bilder vorliegen. In den meisten Zellen konnte ich Körper wahrnehmen, die ich als Dotterkerne bezeichnen möchte. Sie sind von halbmondförmiger oder ovaler Gestalt und tingieren sich mäßig stark violett mit Hämatoxylin-Eosin.

Die von Stoppenbrink[2] am Oviduct der Tricladen unterschiedenen drei Abschnitte, Tuba, Region der Dottertrichter und Endabschnitt, sind bei den vorliegenden Arten gut auseinander zu halten. Die erstere liegt dem hinteren Teil des Keimstockes lateral an und hat die Gestalt eines Kegels, dessen Basis durch die dem Keimstock direkt angefügte Verschlußplatte gebildet wird, und von dessen Spitze aus der Oviduct nach einer rechtwinkeligen Knickung caudalwärts zieht. Bis 22 μ hohe, mit starken Cilien und großen, rundlichen Kernen versehene Epithelzellen kleiden die Tuba aus; gegen die Spitze des Tubatrichters hin nimmt das Epithel an Höhe ab und geht in das kubische Epithel der Oviducte über. Eine ampullenartige Auftreibung ist nie vorhanden.

Die Eileiter verlaufen etwas außerhalb und in der Höhe der oberen Kante der Markstämme in sehr schwachen Schlängelungen bis zur Gegend des Uterus, wo sie sich langsam und unter stetiger sanfter Steigung einander nähern. Hinter dem Penis vereinigen sie sich alsdann zu dem gemeinsamen Drüsengange.

Dicht hinter der Tuba beginnt der Bereich der Dottertrichter, welcher sich bis zur Geschlechtsöffnung erstreckt. Innerhalb dieser Region schwankt das Lumen der Oviducte zwischen 6 und 12 μ, die Wandstärke zwischen 11 und 17 μ. Eine nicht unbedeutende Erweiterung erfährt das Lumen in dem hinteren Abschnitte. Die in den Septen befindlichen, fast die ganze Höhe des Körpers einnehmenden, Dotterstöcke gehen unmerklich in die ebenfalls sehr langgestreckten Dottertrichter über, so daß man oft den Eindruck hat, die Dotterstöcke säßen den Oviducten direkt auf. Micoletzky[3] konstatierte für *Planaria alpina* nur an jungen Tieren im Bereich der Dottertrichter Cilien im Oviduct, ich konnte aber des öfteren, wie auch Ijima[4]

[1] Böhmig (1), S. 453—455.

[2] Stoppenbrink (18), S. 519—521.

[3] Micoletzky (11), S. 416.

[4] Jjima (8), S. 58.

z. B. für *Dendrocoelum lacteum* angibt, auch bei alten Individuen Cilien in den Oviducten vorfinden. Spermien finden sich oft in Bündeln oder auch einzeln im Lumen des Eileiters, besonders oft bei *Sorocelis gracilis*, nie aber bemerkte ich solche in der Tuba selbst, in welcher sie bei andern Arten häufig angetroffen wurden.

Die Muskulatur der Oviducte (*ov*) besteht aus Ring- und Längsmuskeln (*rm*, *lm*), die sich auch auf die Tuba und den anschließenden Teil des Keimstockes fortsetzen. Einen schärfer ausgeprägten Sphincter sah ich dicht hinter der Tuba. Bedeutend verstärkt ist die Muskulatur in der hinteren Oviductpartie.

Wie früher bemerkt, vereinigen sich die beiden Oviducte etwa in halber Körperhöhe zum Drüsengang (*drg*), doch münden Drüsen (*sdr*) auch in den Endteil der Oviducte selbst ein. Der Drüsengang wendet sich in einem leichten Bogen der Ventralseite zu und öffnet sich (bei *Sorocelis sabussowi* [Fig. 11] mit einer kleinen Erweiterung) über und hinter dem Genitalporus in das Atrium. Bei *Sorocelis lactea* und *Sorocelis sabussowi* liegt der Drüsengang fast in der Medianebene des Tieres, kaum merklich auf jene Seite gerückt, auf welcher der Endabschnitt des Uterus liegt. Eine derartige seitliche Verschiebung ist dagegen in hohem Maße bei *Sorocelis gracilis* zu konstatieren. Das Lumen des Drüsenganges schwankt zwischen 8—18 μ und ist bei *Sorocelis lactea* verhältnismäßig am weitesten. Das fast kubische, 6—10 μ hohe Epithel trägt starke, kopfwärts gerichtete Cilien. Die sehr kräftige Muskulatur dieses Ganges besteht aus Ring- und Längsmuskeln (*rm*, *lm*).

Sehr auffallend sind die mächtigen, kolbenförmigen, ein hochrotes, körniges Secret führenden Schalendrüsen, welche dicht nebeneinander in die proximale Hälfte des Drüsenganges, sowie, wie früher erwähnt, in den letzten transversal gelegenen Teil der Oviducte einmünden. In der distalen Hälfte des Drüsenganges befinden sich bedeutend weniger Drüseneinmündungsstellen.

Die in den Septen gelegenen Dotterstöcke beginnen kurz vor dem Gehirn und reichen bis hinter den Copulationsapparat. In ihrem Aussehen zeigen sie keine Besonderheiten, so daß auf die Arbeiten früherer Autoren (Böhmig[1], v. Graff[2], Ijima[3], Kennel[4], Mattiessen[5], Micoletzky[6], Stoppenbrink[7] und Wendt[8]) verwiesen werden kann.

---

[1] Böhmig (1), S. 461—463.
[2] v. Graff (3), S. 155, 156.
[3] Ijima (8), S. 60—62.
[4] Kennel (9), S. 000.
[5] Mattiessen (10), S. 284—286.
[6] Micoletzky (11), S. 417, 418.
[7] Stoppenbrink (18), S. 515 ff.
[8] Wendt (19), S. 267, 268.

Copulationsapparat.

Sorocelis gracilis (Fig. 8). An dem Atrium genitale läßt sich bei dieser Art ein Atrium masculinum und ein Atrium genitale commune unterscheiden, und zwar liegt das erstere über dem letzteren. Beide sind voneinander durch eine dicke, diaphragmaartige Falte getrennt. Das Epithel der beiden Vorhofabschnitte besteht aus platten Zellen, die an den Stellen, an welchen der Kern liegt, durch diesen aufgetrieben erscheinen. Die Vorhofmuskulatur ist außerordentlich stark entwickelt und hängt mit der des Ductus ejaculatorius zusammen, doch lassen sich immerhin beide voneinander einigermaßen abgrenzen.

Der Ductus ejaculatorius mündet direkt in das Atrium masculinum (*atm*), ohne daß es zur Ausbildung eines besonderen Penis im engeren Sinne käme. In dem der Samenblase genäherten Abschnitt zeigt der Ductus ejaculatorius eine ansehnliche, blasenartige Auftreibung (*deb*), welche von der Vesicula seminalis durch eine muskulöse diaphragmaartige Falte geschieden wird. Die enorm entwickelte Muskulatur des Ductus ejaculatorius besteht fast ausschließlich aus Ringfasern (*rmp*). Gegen die früher erwähnte, blasenartige Erweiterung nimmt die Muskelhülle an Mächtigkeit ab und geht in die Muskulatur jener oben erwähnten Falte über, welche die Samenblase von der blasigen Erweiterung des Ausspritzungskanals trennt. An diese letztere setzt sich, wie aus Fig. 8 (*lmvp*) ersichtlich ist, ein Teil der Längsmuskeln, welche die Wandung der Samenblase bilden, an; durch die Kontraktion dieser Muskeln wird die Blase erweitert, und weiterhin dürfte auch die Öffnung im Diaphragma hiebei vergrößert werden. Eine Erweiterung der übrigen Teile des Ductus ejaculatorius, besonders auch der distalsten Partien, wird durch bogenförmig verlaufende Fasern (*rdmp*, Fig. 8) ermöglicht, die von der Gegend des Genitalporus her zwischen die den Ductus ejaculatorius umgebenden Ringmuskeln eindringen. Den letzteren ist eine große Anzahl intensiv färbbarer Zellen aufgelagert, die als Myoblasten zu deuten sein dürften. Ausgekleidet ist der ganze Ausspritzungskanal von hohen, kolbenförmigen Zellen, deren distale Teile häufig als blasse Kugeln im Lumen des Ganges liegen und allem Anschein nach abgestoßen worden sind.

Die Verbindung der blasenartigen Erweiterung des Ausspritzungskanals und der Samenblase (*vs*) wird durch eine etwa 40 μ weite Öffnung hergestellt, welche in der Mitte der früher erwähnten diaphragmaartigen Falte (*df*) liegt.

Die große, eiförmige Samenblase liegt in der Mitte zwischen Mund

und Genitalöffnung. Die Hauptachse des Organs bildet mit der ventralen Fläche des Tieres einen Winkel von ungefähr 20°. Die Längsachse mißt 660 μ, die Querachse 420—450 μ. Etwas unterhalb der Mitte nimmt die Samenblase die beiden Vasa deferentia auf. Die, auf der ventralen und dorsalen Seite 38—46 μ, am vorderen Blasenende 110 μ starke Muskulatur der Samenblase wird vorwiegend von Längsmuskeln (*lm*) gebildet, welche in Lagen angeordnet sind. Zwischen den Längsmuskeln verlaufen auch Ringmuskeln (*rm*) und Radiärfasern (*rdm*), beide sind jedoch in nur geringer Zahl vorhanden. Die Epithelschicht der Blase ist leicht gefaltet, und in diese kleinen Falten dringen zumeist die Radiärfasern hinein. Bemerkt sei, daß bei dem einen der Exemplare die Ringmuskeln in unverhältnismäßig größerer Menge auftraten als bei den andern. Zwischen den Muskeln zerstreut liegen kleine Zellen, von denen zarte Ausläufer zu den Muskeln ziehen; ich halte diese Zellen für Myoblasten.

Das Epithel der Blase bietet ein sehr eigentümliches Bild, insofern als dicke, keulenförmige, 30 μ hohe Zotten (*zt*), welche durch sehr platte Zellpartien voneinander getrennt werden, in das Lumen vorspringen. Die Zellen, welche die Zotten bilden, sind von keulenförmiger Gestalt; ihr Kern liegt basal, das Plasma färbt sich wenig, ist aber in der dorsalen Partie der Blase von groben, bläulichen Körnern erfüllt, welche sich auch in den Lückenräumen zwischen den Muskeln der Blase vorfinden und allem Anschein nach das Secret außerhalb gelegener Drüsen darstellen. Zwischen jenen hohen Zotten finden sich erheblich kleinere (5—12 μ), und ein genaueres Zusehen läßt erkennen, daß diese aus den großen dadurch entstanden sind, daß die Zellen, welche die letzteren bilden, weitaus den größten Teil ihres Plasmas und der in diesem befindlichen Secretkörnchen abgestoßen haben. Man findet große, kugelförmige Gebilde von 9—14 μ im Lumen der Blase, und es kann kein Zweifel bestehen, daß diese Kugeln die abgestoßenen Zellpartien darstellen. Da die basalen Teile der Zellen samt dem Kern erhalten bleiben, dürfte ein Anwachsen der Zellen zu der anfänglich angegebenen Größe allmählich statthaben. Ein vollständiges Zugrundegehen der Zellen ist mir nicht wahrscheinlich. Ein ganz ähnliches Bild bietet das Epithel auf der ventralen Seite der Blase, nur mit dem Unterschiede, daß in den hohen Zellen eosinophile und nicht cyanophile Körnchen zu finden sind. Übrigens mag erwähnt werden, daß in einigen Zellen auf der dorsalen Seite auch eosinophile Körner in großer Menge vorhanden waren. Die Zellen der Ventralseite unterliegen ebenfalls in ihren distalen Partien einem Zerfall, doch fließen die abgestoßenen

Partien, die zunächst Kugelform besitzen, zusammen und bilden eine gemeinsame, mäßig grobkörnige Masse im Blasenlumen. Die eosinophilen Körnchen in den Zellen sind das Produkt außerhalb der Muskulatur gelagerter Drüsen.

Der Uterus (*ut*) ist von unregelmäßig sackförmiger Gestalt und liegt zwischen der Pharynxtasche und der Samenblase, die letztere in ihrem vorderen Abschnitt bedeckend. Er wird von einem 80 μ hohen Drüsenepithel (*drep*), dessen Zellen eine kolbige Gestalt besitzen, ausgekleidet. Die im basalen Zellteil befindlichen Kerne färben sich sehr intensiv; das feinkörnige Zellplasma tingiert sich im allgemeinen ziemlich stark mit Eosin und enthält Vacuolen, die von einer fast farblosen oder lichtblauen Substanz erfüllt sind. Der Uterusgang, welcher von der hinteren Fläche des Uterus entspringt, verläuft anfänglich ziemlich median über das männliche Copulationsorgan, wendet sich dann seitlich und mündet (*seut*) dicht oberhalb des Genitalporus von der Seite her in das Atrium commune (*atgc*). Sein Epithel wird von cylindrischen, cilientragenden Zellen gebildet. Die kräftige Muskulatur besteht aus Ring- (*rm*) und Längsfasern (*lm*).

In der Umgebung des Uterus liegen dicht gedrängt kleine, birnförmige Zellen, die, zum Teil wenigstens, als Drüsenzellen aufzufassen sein dürften, und, wie es scheint, in den Uterusgang münden; doch vermag ich dies nicht mit Sicherheit zu behaupten.

Sorocelis stummeri (Fig. 7). Der männliche Copulationsapparat dieser Art ähnelt dem von *Sorocelis gracilis* in vieler Beziehung, unterscheidet sich von demselben aber durch die größere Gedrängtheit in der Anordnung der einzelnen Teile, sowie dadurch, daß die ihn umgebende Muskulatur auf der ventralen Seite bedeutend mächtiger entwickelt ist als auf der dorsalen.

Gleichwie bei *Sorocelis gracilis* mündet auch hier der Ausspritzungskanal in ein besonderes Atrium masculinum (*atm*), welches unmittelbar über dem Atrium genitale commune (*atgc*) liegt und von geringerem Umfang als das von *Sorocelis gracilis* ist. Es scheint bei *Sorocelis stummeri* allerdings ein Penis im engeren Sinn vorhanden zu sein (Fig. 13), ein genaues Zusehen aber läßt erkennen, daß der als Penispapille eventuell in Frage kommende Teil tatsächlich eine Falte (*atf*) des sehr muskulösen Atrium genitale darstellt, und zwar jene Falte, die den Vorhof in ein Atrium masculinum und ein Atrium genitale commune scheidet. Dies ergibt sich aus der scharfen Trennung, die sich zwischen der mächtigen Muskulatur, die den Ductus ejaculatorius umhüllt (*rmp*) und der Muskulatur des Atriums (*rma*), welches die

Hauptmasse der Falte bildet, ziehen läßt. Diese Abgrenzung wird um so augenfälliger, als in der Umgebung der Penismuskulatur, zwischen dieser und der des Atriums, massenhaft kleine, mit intensiv färbbaren Kernen versehene Zellen (*mk*) liegen, die wohl zum Teil als Myoblasten gedeutet werden müssen.

Der Ductus ejaculatorius zeigt drei blasenartige Auftreibungen (*deb*^{1}—^{3}), von denen die mittlere die größte, die distale die kleinste ist. Die den Ausspritzungskanal umgebende Muskulatur wird vornehmlich von Ringfasern (*rm*) gebildet, doch setzen sich die longitudinal (*lmvp*) verlaufenden Fasern der Samenblasenmuskulatur sehr deutlich nach hinten fort und dringen zwischen die Ringfasern (*rmp*) der Muskulatur des Ductus ejaculatorius ein. Die Zahl der bogenförmigen Fasern, welche von der Umgebung des Genitalporus zum Ductus ejaculatorius verlaufen und besonders auf der Ventralseite die Muskelhülle desselben durchsetzen, ist eine viel bedeutendere als bei *Sorocelis gracilis*.

Bemerkt sei, daß zwischen je zwei Einschnürungen des Ductus ejaculatorius die Muskeln Sphincteren (*msph*) bilden. Das Epithel des Kanals besteht teils aus kolbenförmigen, teils aus platten Zellen. Die letzteren finden sich hauptsächlich auf der dorsalen Seite.

Die Verbindung des Ausspritzungskanals mit der Samenblase wird durch einen etwa 80 μ langen und halb so weiten Gang hergestellt, der das hier sehr dicke Diaphragma (*df*), welches die Samenblase von der ersten Auftreibung des Ductus ejaculatorius trennt, durchbohrt. Besonders auffällig sind auch hier, auf der Ventral- und Dorsalseite von der Vesicula seminalis herkommende Muskelzüge, die im Bereich der ersten, blasigen Ductusauftreibung und in der Gegend des Diaphragmas inserieren. Auf der Bauchseite sind diese langen Muskelzüge erheblich mächtiger entwickelt.

Die Samenblase hat eine etwa eiförmige Gestalt, ihr größter Durchmesser mißt 570 μ und steht senkrecht der Längsachse des Tieres. Die Querachse ist etwa halb so lang. In der kräftigen, an der vorderen Seite besonders mächtig ausgebildeten Muskulatur überwiegen die Längsfasern nicht in dem Maße, wie dies bei *Sorocelis gracilis* der Fall war. Radiärfasern sind auch hier vorhanden. Bemerkt sei, daß die Muskelfasern der Samenblase sich am Rand etwas durchflechten. Das über 40 μ hohe Drüsenepithel zeigt dieselben Eigentümlichkeiten wie bei *Sorocelis gracilis*, nur vermißte ich cyanophile Drüsen, während erythrophile sich vorfinden.

Uterus (*ut*) und Uterusgang (*utg*) zeigen mit den gleichbenannten

Organen von *Sorocelis gracilis* eine große Ähnlichkeit, jedoch ist hier der unregelmäßige, sackartige Uterus weniger umfangreich. Bezüglich der Lage und des histologischen Baues findet vollkommene Übereinstimmung mit der vorher erwähnten Art statt.

Sorocelis lactea (Fig. 9 und 10). Das unmittelbar über dem Genitalporus gelegene Atrium genitale commune (*atgc*) ist von bedeutend größerem Umfang als das der beiden vorigen Arten. Es wird von einem niedrigen Plattenepithel ausgekleidet und, wie auch die Genitalöffnung, von Ringmuskeln umgeben. In den hinteren Teil des Atrium commune mündet der Drüsengang (*drg*), in den vorderen von der Seite her der Uterus ein. Der Ductus ejaculatorius öffnet sich auf einer stumpfen, kleinen, als Penis zu bezeichnenden Papille (*pp*) in das über dem Atrium commune gelegene, sehr kleine Atrium masculinum (*atm*). Der leicht bogenförmig gekrümmte Ductus ejaculatorius (*de*) erweitert sich in seinem vorderen Abschnitt ziemlich bedeutend und geht hier ohne besonders scharfe Grenze in die Samenblase über. Die ungemein mächtige Muskulatur, welche den Ausspritzungskanal (*de*) umgibt, wird vornehmlich aus Ringmuskeln gebildet, es setzten sich aber die Längsfasern der Samenblase als eine dünne Außenschicht auf die Ringmuskeln fort.

Überdies sind in nicht geringer Menge auch radiär gestellte, muskulöse Elemente vorhanden, die einerseits am Epithel des Ausspritzungskanals inserieren, anderseits sich bis in die Nähe des Hautmuskelschlauches verfolgen lassen. In der Umgebung der Muskulatur des Ductus ejaculatorius bemerkt man auch hier zahlreiche, birnförmige Zellen, die zum Teil als Drüsenzellen anzusprechen sind, da öfters Ausführungsgänge derselben die Muskeln durchsetzen,. zum Teil sind sie als Myoblasten zu deuten.

Die schräg gestellte, mit ihrem hinteren Ende gegen die Rückenfläche gerichtete Samenblase (*vs*) wird etwa 580 μ lang und ungefähr halb so breit. Sie wird umhüllt von einer 30—38 μ starken Muskelhülle, welche aus sich durchflechtenden Ring- und Längsfasern besteht. In geringer Entfernung vom Beginn des Ductus ejaculatorius wird die Samenblase durch eine diaphragmaartige Falte (*df*) in einen vorderen größeren und einen hinteren kleineren Raum geschieden. Das Epithel zeigt gleich den beiden früheren Arten Zottenbildung (*zt*); doch sind die Zotten selbst, ferner die sie bildenden Zellen erheblich schlanker als dort (45 μ). Die etwas verdickten distalen Zellpartien sind auch hier von eosinophilen Körnchen erfüllt; letztere sind das Produkt von Drüsen (*dr*), die in großer Zahl in der Umgebung des Copulations-

apparates gelegen sind, und deren Ausführungsgänge sich leicht durch die Muskellagen hindurch verfolgen lassen. Ein Abstoßen der distalen Partien der die Samenblase auskleidenden Zellen erfolgt auch bei dieser Art.

Der Uterus stellt hier einen außerordentlich mächtigen, gegen das Atrium genitale sich verschmälernden Sack dar, welcher direkt hinter der Pharynxtasche beginnt und mit einer leichten Erweiterung in das Atrium genitale mündet. Seine Muskulatur besteht aus Ring- und Längsfasern, welche gegen das verschmälerte Ende des Organs an Dicke zunehmen; auch ihre Zahl wächst dort erheblich, besonders an der ventralen Seite. Das Lumen wird von einem bis 80 μ hohen Drüsenepithel (*drep*) ausgekleidet; die stark färbbaren Zellkerne liegen basal, die kolbigen distalen Zellpartien sind von zahlreichen eosinophilen Körnchen erfüllt. Auch in der Umgebung des Uterus finden sich kleine, eosinophile Drüsen, deren Ausführungsgänge in den Uterus einmünden. Zahlreiche, größtenteils als Myoblasten zu deutende Zellen sind in seiner nächsten Umgebung anzutreffen.

Sorocelis sabussowi (Fig. 11 und 12). Die Lage und der Bau des Atriums stimmen in allen wesentlichen Punkten mit denen von *Sorocelis lactea* überein. Auffallend im Gegensatz zur letztgenannten Art ist die kleine, spitz ins Atrium vorspringende Penispapille (*pp*), auf welcher der bogenförmig nach abwärts gekrümmte, in seinem vordersten Abschnitt außerordentlich stark trichterartig erweiterte (*tred*) Ductus ejaculatorius (*de*) ausmündet. Er ist mit Ausnahme der erweiterten Partie, in der die Muskulatur verhältnismäßig schwach ist, von einer vorwiegend aus Ringfasern (*rmp*) zusammengesetzten, mächtigen Muskelmasse umhüllt, welche in derselben Weise wie bei der vorhergehenden Art, von Radiärfasern durchsetzt und von Längsmuskeln (*lm*) umgeben wird. Das bis 18 μ hohe Epithel des Ductus ejaculatorius, dessen kolbenförmige Zellen sich blaßrot tingieren und in ihrer basalen Partie einen länglichen Kern bergen, setzt sich in die trichterartige Erweiterung fort; wo der Durchmesser der letzteren am größten ist, plattet es sich stark ab. Nach vorn zu erhebt sich das Epithel wieder bis zu 20 μ Höhe und bedeckt die Außenseite jener kegelförmigen Papille (*pap*), auf welcher die Samenblase sich in den Anfangsteil des Ausspritzungskanals öffnet. Ein Teil der Ring- und Längsmuskulatur des Ductus ejaculatorius setzt sich bis in die Spitze dieser Papille fort; der übrige Teil der Längsmuskeln des Penis erstreckt sich über denselben hinaus und geht in die Muskulatur der Samenblase über. An der Außenseite der Penismuskulatur und in

geringerem Ausmaß an der der Samenblase liegen zahlreiche Myoblasten. Lang gestreckte, blasse Drüsenzellen finden sich in der ganzen Umgebung des Copulationsapparates.

Die 300 μ lange Hauptachse der eiförmigen Samenblase (*vs*) ist gegen die des Tieres etwas geneigt, und zwar so, daß der hintere Abschnitt dieses Organs höher liegt als der vordere. Mit Ausnahme der Vorderwand, wo die Erhebungen nur gering sind, springen zahlreiche, große, breite Zotten der Samenblasenwand in das Lumen vor, welches zum Teil, ähnlich wie bei den vorhergehenden Formen, von zahlreichen, meist eosinophilen, zu kleinen Kugeln zusammengeballten Secretkörnchen erfüllt ist. Diese Körnchen finden sich auch hier in großer Menge in dem distalen, keulenförmig aufgetriebenen Teil der schlanken, bis 85 μ hohen Drüsenepithelzellen der Samenblase vor. Wie bei den übrigen der beschriebenen Arten dürften auch hier die distalen, secreterfüllten Partien der Drüsenepithelzellen ins Lumen abgestoßen werden und so zu der massenhaften Anhäufung von Secret im Lumen Anlaß geben. Die Muskulatur der Samenblase besteht aus Ring- und Längsfasern, welche sich größtenteils gegenseitig durchflechten. An der Vorderwand der Blase, die bei einem Exemplar fast direkt an die Pharyngealtasche anstieß, ist die Muskulatur nur auf wenige Schichten beschränkt. In die Zotten (*zt*) der Blasenwand springen, oft zu einem kleinen, lockeren Bündel vereinigt, kurze, aber kräftige Radiärfasern vor.

Der Uterus (*ut*) zeigt in seiner Lage und Form, sowie in seinem histologischen Aufbau ein ähnliches Verhalten, wie bei der vorhergehenden Art, jedoch unterscheidet sich der steil abwärtsführende Endabschnitt durch eine bedeutend stärkere Muskulatur und einen erheblich geringeren Durchmesser ($d = 50\,\mu$) so sehr von dem übrigen Teil, daß man ihn wohl als Uterusgang (*utg*) ansprechen kann. Wie bei *Sorocelis lactea* mündet er von der Seite her in den vorderen Teil des Atrium genitale commune.

Es sei noch hervorgehoben, daß ich im Gegensatz zu den Befunden Micoletzkys[1] an *Planaria alpina* und *Planaria gonocephala*, sowie Max Schultzes[2] an der letztgenannten Species und Böhmigs[3] an marinen Tricladen niemals Spermien im Uterus vorgefunden habe.

Graz, im März 1911.

---

[1] Micoletzky (11), S. 426.

[2] Max Schultze (16a).

[3] Böhmig (1), *Syncoelidium*, S. 465; *Procerodes*, S. 471. *Bdellouro*, S. 492.

Literaturverzeichnis.

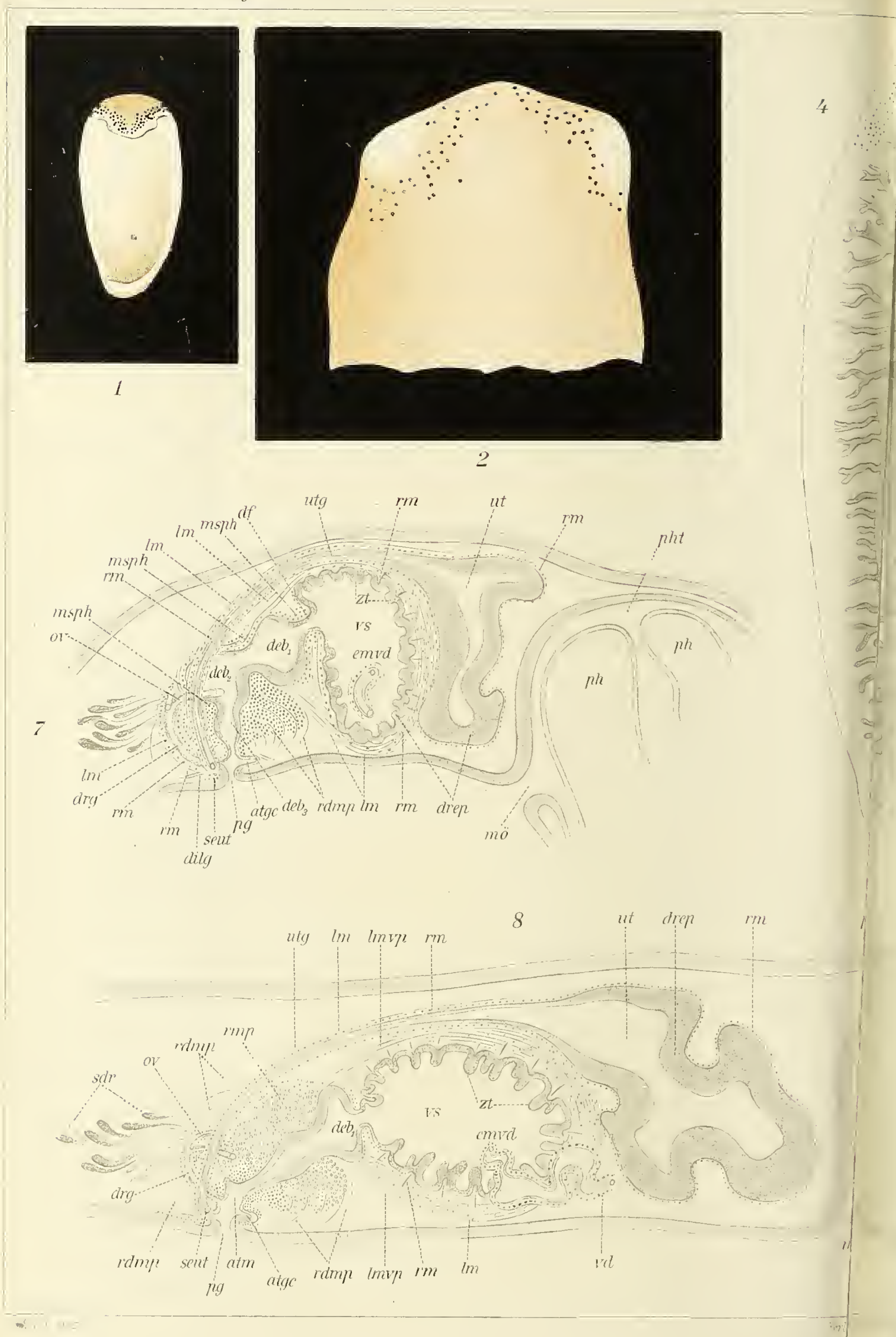
1. L. Böhmig, Tricladenstudien I. Tricladida maricola. Diese Zeitschr. Bd. LXXXI. 1906.
2. G. D. Chichkoff, Recherches sur les Dendrocoeles d'eau douce (Triclades). Arch. de Biologie. Tom. XII. Gand 1892.
3. L. v. Graff, Monographie der Turbellarien. II. Tricladida terricola. Leipzig 1899.
4. E. Grube, Beschreibungen von Planarien des Baikalgebietes. Archiv für Naturgeschichte. 38. Jahrg. Bd. I. Berlin 1872.
5. P. Hallez, Catalogue des Turbellariés (Rhabdocoelides, Triclades et Polyclades) du Nord de la France et de la Côte Boulonnaise, récoleté jusqu'à ce jour. (Extrait de la Revue Biologique du Nord de la France. Tom. II. 1889—90.) Lille 1890.
6. R. Hesse, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. II. Die Augen der Plathelminthen, insonderheit der tricladen Turbellarien. Diese Zeitschr. Bd. LXII. Leipzig 1897.
7. R. Jander, Die Epithelverhältnisse des Tricladenpharynx. Zool. Jahrb. Abteilung für Anatomie. Bd. X. Jena 1897.
8. J. Ijima, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasserdendrocölen (Tricladen). Diese Zeitschr. Bd. XL. Leipzig 1884.
9. J. Kennel, Untersuchungen an neuen Turbellarien. Zool. Jahrb., Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere. Bd. III. Jena 1888/89.
9a. M. Markow, Über das Excretionssystem im Schlunde von Cercyra hastata O. Schm. und Procerodes segmentata Lang aus Sebastopol. Zool. Anzeiger. Bd. XXXV. Nr. 16. 1910.
10. E. Mattiessen, Ein Beitrag zur Embryologie der Süßwasserdendrocölen. Diese Zeitschr. Bd. LXXVII. Leipzig 1904.
11. H. Micoletzky, Zur Kenntnis des Nerven- und Excretionssystems einiger Süßwassertricladen nebst anderen Beiträgen zur Anatomie von Planaria alpina. Diese Zeitschr. Bd. LXXXVII. Leipzig 1907.
12. Ch. S. Minot, Studien an Turbellarien. Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg. Bd. III. Hamburg 1876—77.
13. Al. Mrázek, Einige Bemerkungen über das Excretionssystem einiger Süßwassertricladen. Diese Zeitschr. Bd. XCIII. Leipzig 1909.
14. H. P. Sabussow, Beobachtungen über die Turbellarien der Inseln von Solowetzk. Ber. d. Ges. Naturf. Univ. Kazan. Tom. XXXIV. Kazan 1900.
15. — Tricladenstudien. IV. Erster vorläufiger Bericht über die von Herrn Garjajew im Baikalsee gesammelten Planarien. Arbeiten (Trudi) Ges. Natur.. Kais. Univ. Kazan. Tom. XXXVI. Kazan 1903.
16. — Tricladenstudien. V. Zweiter vorl. Ber. über die von Herrn W. Garjajew im Baikalsee ges. Planarien. Ebenda. Tom. XXXVII. Kazan 1903.
16a. Max Schultze in Carus Icones zootomicae. Vol. I. Leipzig 1857.
17. P. Steinmann, Untersuchungen an neuen Tricladen. Diese Zeitschr. Bd. XCIII. Leipzig 1909.

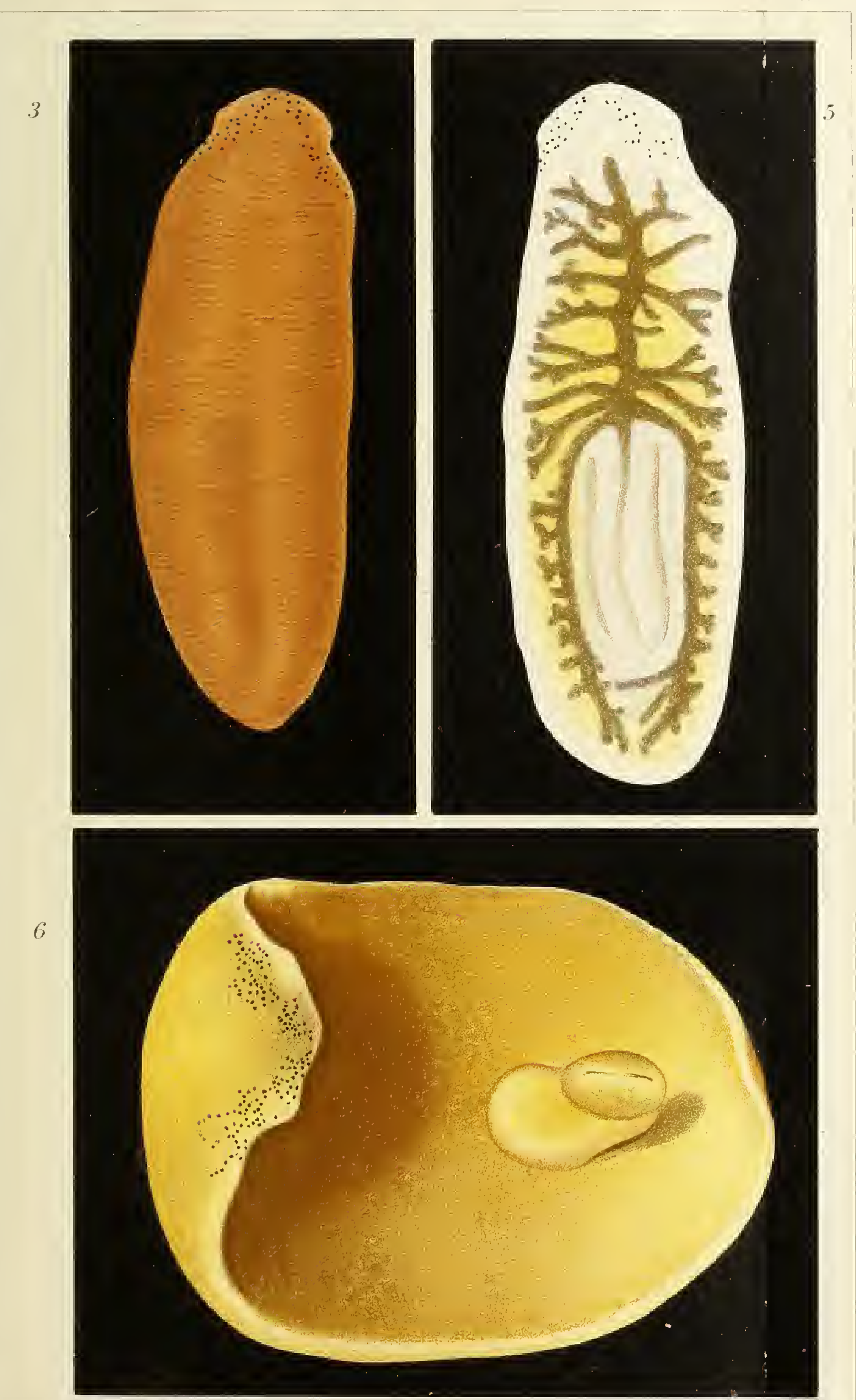
18. F. Stoppenbrink, Einfluß herabgesetzter Ernährung auf den histologischen Aufbau der Süßwassertricladen. Diese Zeitschr. Bd. LXXIX. Leipzig 1905.
19. A. Wendt, Über den Bau von Gunda ulvae. Archiv f. Naturgeschichte. Jahrg. LIV. Bd. I. Berlin 1888.
20. J. Wilhelmi, Untersuchungen über die Excretionsorgane der Süßwasser-tricladen. Diese Zeitschr. Bd. LXXX. Leipzig 1906.
20a. — Tricladen. Fauna und Flora des Golfs von Neapel. Herausgeg. von der Zool. Station zu Neapel. 32. Monographie. Berlin 1909.
21. J. Ude, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Süßwassertricladen. Diese Zeitschr. Bd. LXXXIX. Leipzig 1908.

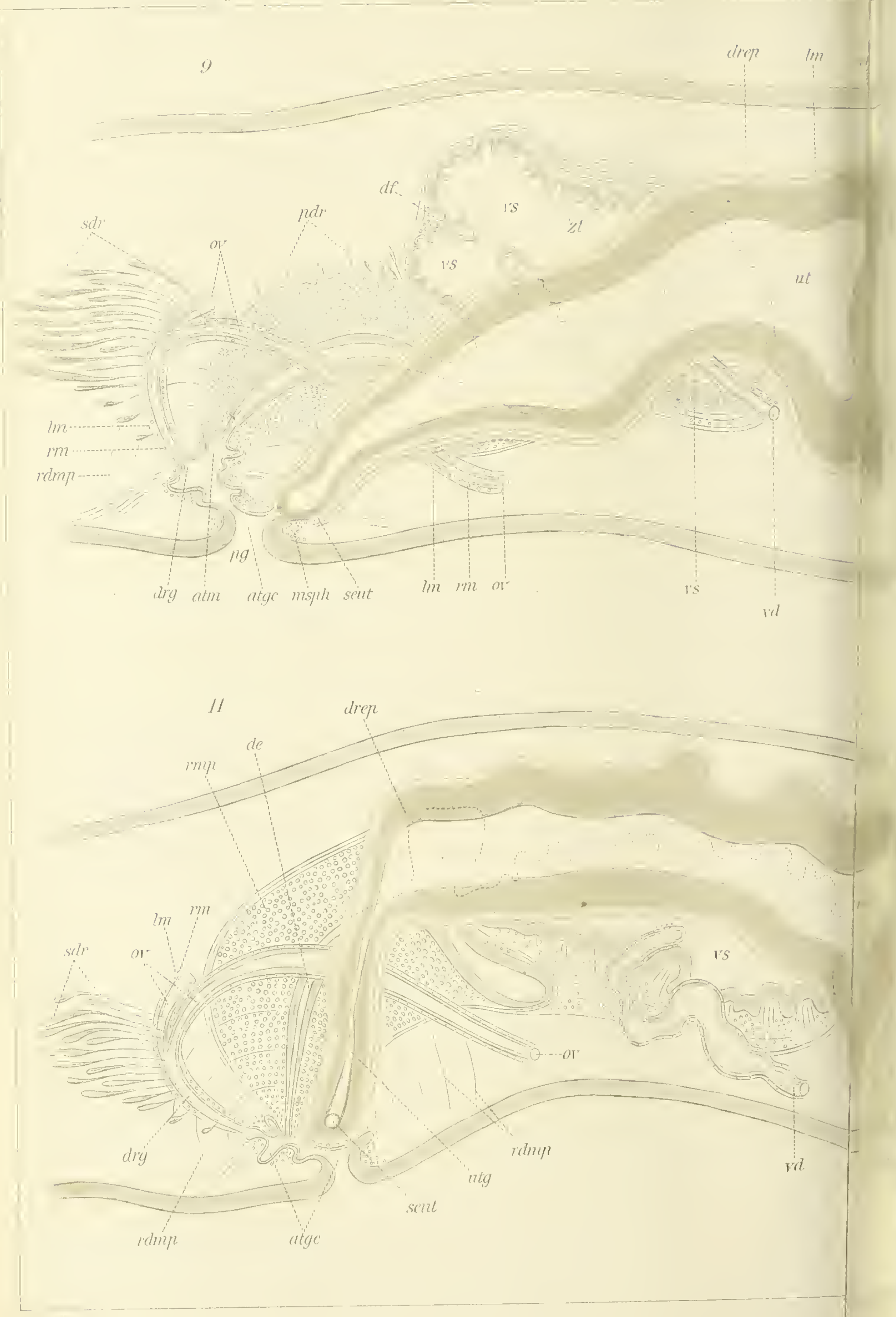
Erklärung der Abbildungen.

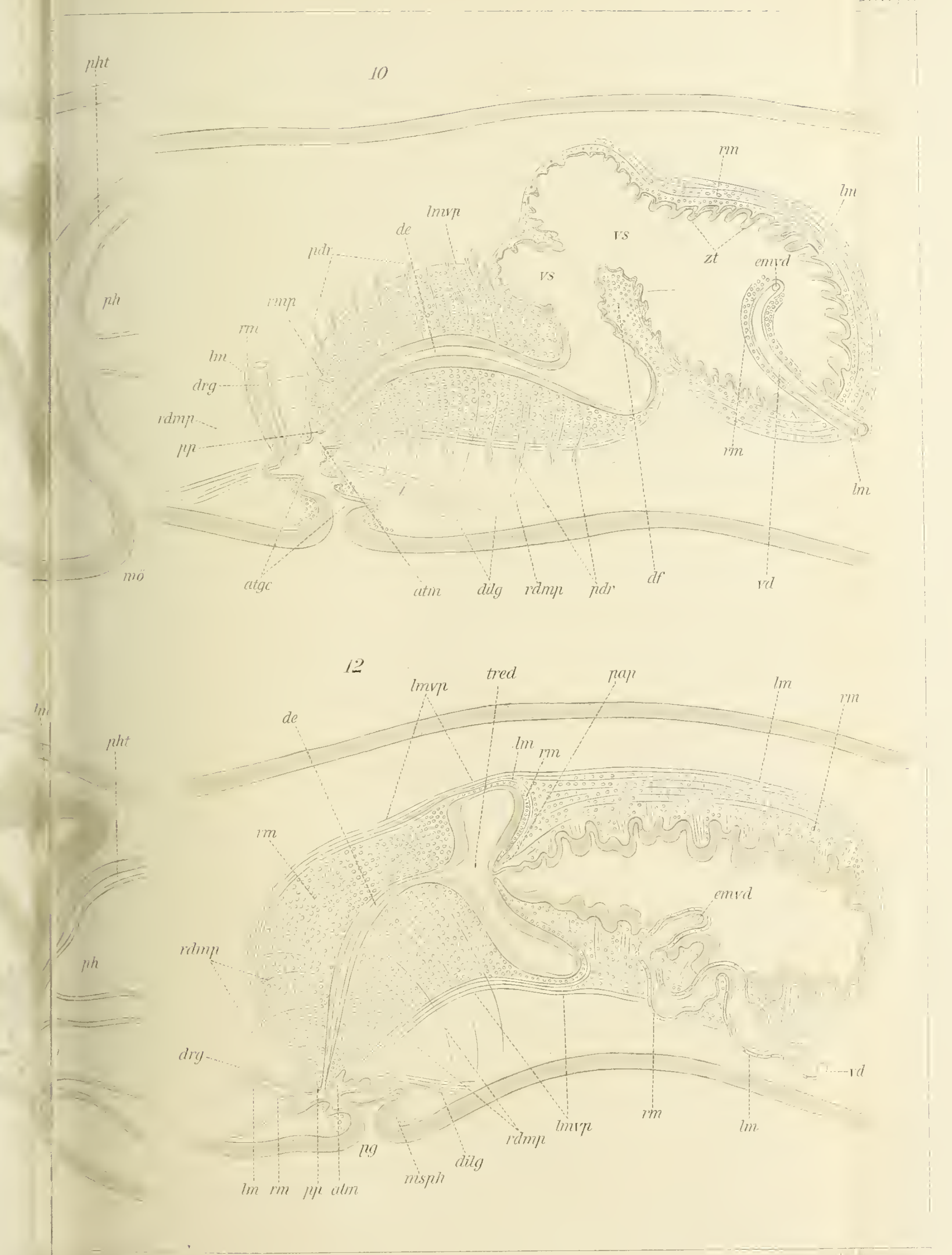
Erklärung der Buchstaben:

v, vorderer Längsnerv;
atf, Atriumfalte;
atgc, Atrium genitale commune;
atm, Atrium masculinum;
au, Auge;
bm, Basalmembran;
de, Ductus ejaculatorius;
*deb*¹, *deb*², *deb*³, Blasenartige Auftreibungen des Ductus ejaculatorius;
df, Diaphragmaartige Falte;
dilg, Dilatatoren des Genitalporus;
dilm, Dilatatoren der Mundöffnung;
dmhms, Diagonalfasern des Hautmuskelschlauches;
drep, Drüsenepithel;
drg, Drüsengang;
eep, eingesenktes Epithel;
emvd, Einmündung der Vasa efferentia;
epag, Epithel des Atrium genitale commune;
exkn, dorsale laterale Excretionsknäuel;
exkng, großer lockerer dorsaler Excretionsknäuel;
exknm, dorsaler medialer Excretionsknäuel;
exknva, außerhalb der Längsnervenstämme gelegener ventraler Excretionsknäuel;
exknvi, innerhalb der Längsnervenstämme gelegener ventraler Excretionsknäuel;
expl, lateraler } Excretionsporus;
expm, medialer } Excretionsporus;
gh, Gehirn;
K^1, K^2, K^3, K^4, 1., 2., 3., 4. Gehirncommissur;
Kln, Commissur der hinteren Längsnerven;
K^4w, Wurzel der 4. Gehirncommissur;
lm, Längsmuskeln;
lmvp, die von der Vecisula seminalis gegen den Ductus ejaculatorius ziehenden Längsmuskeln;
mk, Myoblasten;
mö, Mundöffnung;
msph, Muskelsphincter;
NI, *NII*, paarige Gehirnnerven;
NIv, verlängerter Zipfel des Nerven *I*;
Nl, Lateralnerven;
Nlv, ventraler hinterer Längsnerv (Markstrang);
Ns, Sinnesnerven;
ovr, Ovar;
ov, Oviduct;
pap, penisartige Papille der Samenblase;
pb, Pigmentbecher;
pdr, Penisdrüsen;
pg, Porus genitalis;
ph, Pharynx;
pht, Pharynxtasche;
pp, Penispapille;


1
2
4
7
utg
rm
ut
df
msph
lm
lm
msph
rm
msph
ov
rm
pht
zt
vs
deb1
emvd
deb2
ph
ph
lm
drg
rm
rm
seut
dilg
pg
atgc
deb3
rdmp
lm
rm
drep
mö
8
utg
lm
lmvp
rm
ut
drep
rm
rmp
rdmp
ov
sdr
vs
zt
deb1
emvd
drg
rdmp
seut
pg
atm
atgc
rdmp
lmvp
rm
lm
vd

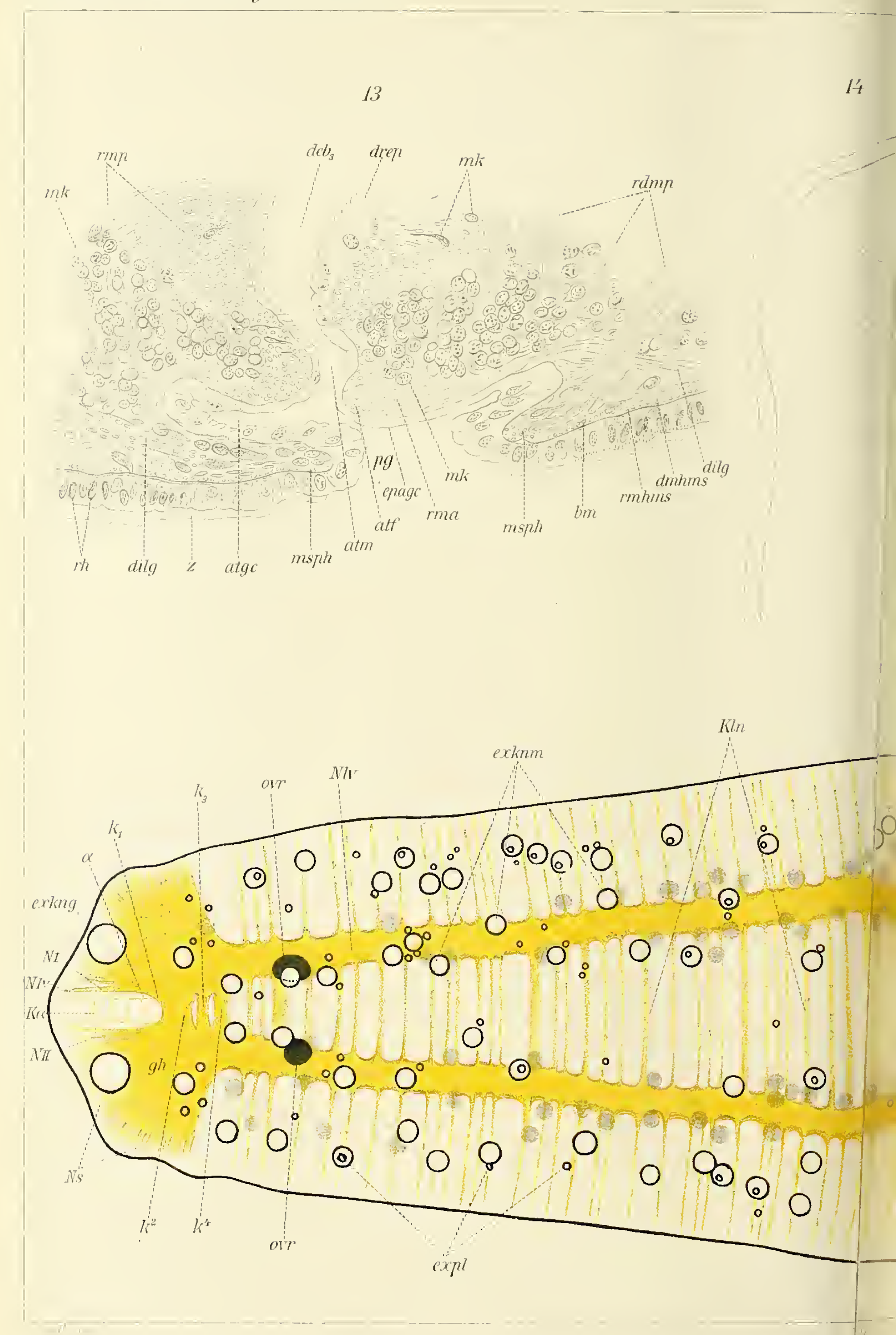

3
5
6


9
drep
lm
df.
vs
zt
pdr
sdr
ov
vs
ut
lm
rm
rdmp
pg
drg
atm
atgc
msph
scut
lm
rm
ov
vs
vd
11
drep
de
rmp
rm
lm
sdr
ov
vs
ov
drg
rdmp
atgc
scut
utg
rdmp
vd


10
pht
ph
mö
rm
lm
zt
emvd
vs
vs
lmvp
de
pdr
rmp
rm
lm
drg
rdmp
pp
atgc
atm
dilg
rdmp
pdr
df
vd
rm
lm
12
lmvp
tred
pap
lm
rm
de
lm
rm
pht
rm
emvd
ph
rdmp
drg
vd
lm
rm
pp
atm
pg
msph
dilg
rdmp
lmvp
rm
lm






13
14
rmp
mk
deb3
drep
mk
rdmp
pg
epagc
mk
rma
atf
atm
msph
msph
bm
rmhms
dmhms
dilg
rh
dilg
z
atgc
Kln
exknm
Nlv
ovr
k3
k1
α
exkng
NI
NIv
Ka
NII
gh
Ns
k2
k4
ovr
expl

au kldr NI pb rk
eep
bm
NI
K²
Ns
rh
K³
K⁴w
si sikl au

exkn
mö
expm
pg
exknvi
exknva
dilg
Nl
dilm

rd, Radiärmuskel;
rdmp, Radiärmuskeln des Penis;
rh, Rhabditen;
rk, Retinakolben;
rm, Ringmuskel;
rma, Ringmuskeln des Atriums;
rmhms, Ringmuskeln des Hautmuskelschlauches;
rmp, Ringmuskeln des Penis;
sdr, Schalendrüsen;
seut, seitliche Einmündung des Uterusganges;
tred, trichterartige Erweiterung des Ductus ejaculatorius;
ut, Uterus;
utg, Uterusgang;
vd, Vas deferens;
z, Cilien;
zt, Zotten der Samenblase.

Tafel V—VII.

Fig. 1. *Sorocelis stummeri.* Ventralansicht. (In Alkohol konserviert.) Vorderende bauchwärts gekrümmt. Vergr. 6 : 1.

Fig. 2. *Sorocelis stummeri.* (In Alkohol konserviert.) Dorsalansicht des Vorderendes bis in die Gegend des zweiten Darmdivertikelpaares. Vergr. 34 : 1.

Fig. 3. *Sorocelis gracilis.* (In Alkohol konserviert.) Dorsalansicht. Vergr. 22 : 1.

Fig. 4. *Sorocelis gracilis.* (In Xylol aufgehellt.) Dorsalansicht. Vergr. 22 : 1.

Fig. 5. *Sorocelis lactea.* (In Xylol aufgehellt.) Dorsalansicht. Vergr. 22 : 1.

Fig. 6. *Sorocelis sabussowi.* (In Alkohol konserviert.) Ventralansicht. Vorderende bauchwärts gekrümmt. Vergr. 22 : 1. (Pharynx in ausgestülptem Zustand.)

Fig. 7. *Sorocelis stummeri.* Schema des Copulationsapparates. Vergr. 70:1.

Fig. 8. *Sorocelis gracilis.* Schema des Copulationsapparates. Vergr. 70 : 1.

Fig. 9. *Sorocelis lactea.* Schema des gesamten Copulationsapparates. Vergr. 97 : 1.

Fig. 10. *Sorocelis lactea.* Schema des männlichen Copulationsapparates allein. Vergr. 97 : 1.

Fig. 11. *Sorocelis sabussowi.* Schema des gesamten Copulationsapparates. Vergr. 97 : 1.

Fig. 12. *Sorocelis sabussowi.* Schema des männlichen Copulationsapparates allein. Vergr. 97 : 1.

Fig. 13. *Sorocelis stummeri.* Längsschnitt durch die Ausmündung des Ductus ejaculatorius. Vergr. 148 : 1.

Fig. 14. *Sorocelis stummeri.* Horizontalschnitt durch das Gehirn auf der Höhe der zweiten und dritten Gehirncommissur. Vergr. 200 : 1.

Fig. 15. *Sorocelis gracilis.* Schema des Nerven- und Excretionssystems. (Nach Querschnitten angefertigt.) Vergr. 400 : 1.

Über die Innervierung der Schmetterlingsflügel und über den Bau und die Verbreitung der Sinnesorgane auf denselben.

Von

Dr. Richard Vogel

(Tübingen).

I.

Mit 16 Figuren im Text und Tafel VIII—X.

Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit der Innervierung de Schmetterlingsflügel sowie mit dem Bau und der Verbreitung der au denselben vorkommenden Sinnesorgane. Anlaß zu dieser Unte suchung gab das Interesse, welches die Schwinger der Dipteren mir erweckten. Während ich mir zunächst selbst, ohne Kenntnis d einschlägigen Literatur, aus eigner Anschauung Gewißheit vom Ba der Schwinger zu verschaffen suchte, kam ich nach Kenntnisnahm der Arbeit E. Weinlands zu der Überzeugung, daß auf diesem G- biet nur wenig mehr zu tun sei. Hingegen zeigte sich, daß uns Kenntnis von den Sinnesorganen an der Flügelbasis der übrigen I- sekten noch recht mangelhaft war; insbesondere forderten die Schme- terlinge mich zur Untersuchung auf, da ich erwartete, daß ihre groß Flügelflächen der Entstehung von Sinnesorganen günstig wären; au interessierte mich die Frage, ob nicht auch Schuppen der Sinnesp- zeption dienen könnten, lebhaft. So beschloß ich denn, die Arb t aufzunehmen.

Es sei zunächst kurz über unsre bisherigen Kenntnisse, welc e unser Thema betreffen, berichtet. Ich beschränke mich dabei auf e wichtigsten Abhandlungen und verweise den Leser auf H. Guenthe s historischen Abschnitt, welcher manche Angaben enthält, die h r übergangen wurden.

Braxton Hicks hatte 1857 die Sinnespapillen an der Basis er Schwinger der Dipteren entdeckt; er begnügte sich jedoch nicht h r-

mit, sondern dehnte seine Untersuchungen mit Erfolg auch auf die Vorderflügel der Dipteren und schließlich auf die Flügel der meisten übrigen Insektenordnungen aus. Überall gelang es ihm Sinnespapillen an der Flügelbasis nachzuweisen und Hicks hat zweifellos von allen Forschern, welche sich mit den Sinnesorganen auf den Insektenflügeln befaßt haben, die umfassendsten Kenntnisse von deren Verbreitung besessen. Vom feineren Bau der Sinnespapillen und der »Sinneskuppeln«, wie wir die betreffenden Bildungen bei den Lepidopteren nennen wollen, konnte Hicks bei dem damaligen Stande der mikroskopischen Technik naturgemäß nichts wissen.

Hinsichtlich der Lepidopteren stellte Hicks fest, daß die Sinneskuppeln auf der Ober- und Unterseite an der Basis beider Flügel stehen; die der Oberseite stehen an der Basis des Subcostalader, die der Unterseite stehen näher an der Flügelwurzel. Am Hinterflügel sind sie nach Hicks in der Regel zahlreicher als am Vorderflügel. Bei den Rhopalocera (Butterfly) sind sie kleiner als bei den Heterocera und in bestimmteren Gruppen angeordnet, deren er am Hinterflügel ungefähr drei unterscheidet. Um Lesern, welche sich später einmal mit diesem Gegenstand beschäftigen werden, Mühe zu sparen, sei mir erlaubt, das, was Hicks über die Verbreitung der Sinneskuppeln sagt, hier zu zitieren. Hicks schreibt in bezug auf die Kuppeln: "In Moth they are very apparent, being greatest in the Noctuae and Bombycidae. There are about 100 vesicles on the upper surface of the posterior wing, and half that number beneath, besides some few on the nervures (See fig. 7b). In the Butterfly they are smaller, but arranged in more definite groups, about three in number."

Nach Hicks wandte sich V. Graber den Sinnespapillen auf den Insektenflügeln mit großem Eifer zu, indem er die von ihm bei den Tympanalorganen der Orthopteren gefundenen »Scolopophoren« (Hörstiftchen) auch in den Sinnesorganen auf den Insektenflügeln zu finden sich bemüht; er erblickt in diesen Hörorgane.

Ungeachtet seiner übrigen Verdienste um unsre Sache muß festgestellt werden, daß Graber mit Bezug auf die Lepidopteren nicht so erfolgreich war wie Hicks; es verursachte ihm große Schwierigkeiten bis er bei diesen überhaupt Sinnespapillen fand; er gibt schließlich eine Abbildung von der Hinterflügelbasis eines *Bombyx mori*, in welcher er eine Gruppe von Sinneskuppeln eingezeichnet hat; die Unzulänglichkeit dieser Abbildung wird zur Genüge aus meinen später mitgeteilten Befunden hervorgehen.

1891 macht E. Weinland im Anschluß an seine sorgfältigen

Untersuchungen am Dipterenschwinger die kurze Mitteilung, daß die Sinnespapillen auf den Flügeln der Dipteren, Hymenopteren und Lepidopteren den unbestimmten Papillen am Dipterenschwinger, von außen betrachtet, am nächsten stehen.

1901 untersuchte K. Guenther die Nervenendigungen auf Schmetterlingsflügeln zum ersten Male auf Schnitten. Er erweitert unsre histologischen Kenntnisse von den Sinneskuppeln und weist vor allen Dingen auch nach, daß manche Schuppen innerviert werden.

In jüngster Zeit schließlich (1909) bringt H. H. Freiling in einer Arbeit, welche sich hauptsächlich auf die Duftorgane weiblicher Schmetterlinge bezieht, ein Kapitel über Nerven und Sinnesorgane am Schmetterlingsflügel. Freiling beschreibt die Form der innervierten Schuppen näher, er findet auch, daß feinste Nervenfäserchen in die Flügelfelder vordringen, wo sie die erwähnten Schuppen innervieren. Ferner stellt er die Innervierung der am Flügelrande befindlichen Sinnesstacheln fest. Hinsichtlich des Baues des Sinneskuppeln ergänzt Freiling einige von Guenther übersehene Facta; betreffs der Verbreitung der Kuppeln entdeckt er die nahe am Flügelrande, auf der Unterseite der Adern zu zweien stehenden »Randkuppeln«, wie ich sie nennen möchte.

Ich muß hier erwähnen, daß ich alle Freilingschen Befunde — bis auf die zu den Sinnesstacheln gehörende Sinneszellengruppe — unabhängig, ohne Kenntnis der Freilingschen Arbeit gefunden hatte, von welcher ich zuerst annahm, daß sie sich nur auf die Duftorgane weiblicher Schmetterlinge beziehe. Nach späterer Kenntnisnahme der Freilingschen Resultate, welche sich auf mein Thema beziehen, beschloß ich erst recht, die Flinte nicht ins Korn zu werfen, sondern die von Freiling gelassenen Lücken nach Kräften auszufüllen. Inwieweit mir dies gelungen ist, wird der Leser nach Kenntnis meiner Darlegungen beurteilen können.

Es sei nun kurz angegeben, in welcher Anordnung die einzelnen, sich aus unsrer Aufgabe ergebenden Fragen, besprochen werden sollen. Das erste Kapitel soll dem Eintritt der Nerven in die Flügelbasis sowie der weiteren Verzweigung derselben gewidmet sein, worüber unsre Kenntnisse noch ganz mangelhafte waren.

Im zweiten Kapitel soll der Bau und die Verbreitung der Sinneskuppeln, im dritten Bau und Verbreitung der Sinnesschuppen, im vierten Bau und Verbreitung der Sinnesstacheln oder »Randadersinneshärchen« behandelt werden.

Im fünften Kapitel soll einiges über die Chordotonalorgane, die ich im Vorder- und Hinterflügel der Lepidopteren fand, mitgeteilt werden. Die ausführlichere Beschreibung dieser Organe wird später in einer besonderen Abhandlung folgen.

Zum Schluß sollen Fragen nach der Funktion der Sinnesorgane des Schmetterlingsflügels erörtert werden.

Methoden.

Um den Verlauf der Nerven in den Schmetterlingsflügel festzustellen, wurden naturgemäß Totalpräparate von diesen hergestellt. Es wurden zu dem Zweck ganze Flügel, wenn es sich um zartere Formen handelte, Flügelstücke bei robusteren Formen fixiert. Als Fixierungsflüssigkeit wurde meist Pikrinsublimat und Sublimatalkohol, aber auch Flemmingsches Gemisch und schwache Osmiumsäure benutzt. Es empfiehlt sich, vor dem Fixieren die Schuppen abzupinseln, da die zwischen diesen haftende Luft die Stücke in der Fixierungsflüssigkeit nicht untersinken läßt; nach solcher Behandlung sinken die Objekte leichter in der Fixierungsflüssigkeit unter; auch geht die Färbung bei den entschuppten Flügeln schneller von statten.

Als geeignete Färbungsmittel erwiesen sich die verschiedenen Hämatoxyline (Delafield, Hansen, Heidenhain, Held); doch war auch nach einiger Gewöhnung alles, mit Ausnahme der feinsten Verzweigungen, schon am ungefärbten, in Glyzerin oder Damarharz eingeschlossenen, Objekt zu sehen.

Zur Darstellung der feinsten Nervenverzweigung und der primären Sinneszellen wurde 1%ige Osmiumsäure und Methylenblau verwandt.

Es glückte mir, mit der vitalen Methylenblaufärbung die feinsten auch in die Flügelfelder eindringenden Nervenverzweigungen sichtbar zu machen. Zwar hat Freiling dasselbe durch Eisenhämatoxylin erreicht, aber es ist immer von Wert, wenn derartige Befunde durch verschiedene Methoden bestätigt werden.

Es seien einige Angaben über die von mir angewandte Methylenblaufärbung mitgeteilt. Lebensfrische, zarte Flügel wurden entschuppt, in kleine, am besten 2—3 mm breite Stückchen geschnitten (mit einer Injektion von Tieren hatte ich keinen Erfolg) und in eine Lösung von 1‰ Methylenblau in 0,6%iger physiologischer Kochsalzlösung gebracht. Der Farbstoff drang sehr langsam ein, oft war erst nach 8—12 Stunden eine genügende Färbung eingetreten. Die gefärbten Objekte wurden dann weiter mit 7%iger Ammoniummolybdatlösung

behandelt und meistens auf die Dogielsche Weise nach Xylol-Damarharz überführt. Später benutzte ich statt der wässerigen Ammoniummolybdatlösung, durch welche wohl das Methylenblau gefällt, die Gewebe selbst aber nicht vollständig fixiert werden, eine 8%ige Ammoniummolybdatlösung, der $^1/_2$% Formalin zugesetzt war (nach Angabe S. Michailows, Zeitschrift für wissenschaftl. Mikroskopie, Bd. XXVII, Heft 1).

Zum Studium der Sinnesorgane auf Paraffinschnitten wurden die Gewebe mit Pikrinsäuresublimat, Flemmings Gemisch oder mit Formol-Chromessigsäure (1 Teil Formol, 2 Teile 1%ige Chromsäure und 4% Eisessig) fixiert. Letztere Methode, welche ich nach dem günstigen Urteil Schwabes benutzte, hat den großen Vorzug, daß sie, wie mir scheint, die geringsten Veränderungen in der äußeren Form der Zellen hervorruft und auch vorzügliche Färbung mit Eisen-Hämatoxylin gestattet, mit welcher Färbungsmethode allein es mir möglich wurde, Aufschluß über die Stiftkörperchen zu erlangen.

Das Material.

Das Material sammelte ich mir zumeist selbst in der Umgebung von Tübingen; mehrere Exemplare verdanke ich meinem Kollegen, Herrn Dr. Martini, welchem ich auch an dieser Stelle meinen Dank dafür ausspreche.

Für histologische Studien ist selbstverständich nur fixiertes Material verwendbar. Zum Studium der Verbreitung der Sinneskuppeln sind auch Sammlungsexemplare zu gebrauchen; die Kuppeln sind aber naturgemäß bei solchen Exemplaren nicht von so deutlichen Umrissen wie an fixierten.

Bevor ich zur Schilderung meiner Befunde übergehe, möchte ich noch bemerken, daß ich mir zwar die behandelten Aufgaben selbst gestellt und dieselben selbständig durchgeführt habe, daß ich aber meinem verehrten Chef, Herrn Professor Blochmann, für das Interesse, das er meinen Untersuchungen entgegenbrachte, sowie für seinen nie versagenden Rat zu größtem Danke verpflichtet bin.

I. Eintritt von drei Nervenstämmen in die Flügelbasis.

Weitere Sonderung der drei Nervenstämme. Verbreitung der Nerven innerhalb und außerhalb der Adern.

A. Der Vorderflügel.

Bevor wir zum Studium der feineren Verzweigung und der Endigung der Nerven im Schmetterlingsflügel übergehen, wollen wir erst den Eintritt der Nerven in die Flügelbasis und ihre Sonderung in die Hauptstämme untersuchen.

Es ist das umso notwendiger, als wir außer der Arbeit Weinlands, welche sich auf die Schwinger der Dipteren bezieht, keine Arbeit besitzen, welche dieser Frage Aufmerksamkeit widmet, obwohl wir ohne Kenntnis des Nervenverlaufs die auf den Flügeln der Insekten vorkommenden Sinneskuppelngruppen unmöglich homologisieren können.

Wir wollen nun zunächst die betreffenden Verhältnisse am Vorderflügel studieren.

Die im folgenden mitgeteilten Beobachtungen beziehen sich auf die Gelechiide *Chimabacche fag.* (♂), welche Art ich anfangs April an Eichenstämmen in der Umgebung Tübingens erbeutete.

Da mir durch diese Species einige Wochen hindurch ein reichliches lebendes Material zur Verfügung stand, das auch sonst günstige Verhältnisse bot, so benutzte ich dieselbe als erste Grundlage meiner Untersuchung. Zur Kontrolle wurden selbstverständlich Tiere aus allen anderen größeren Familien herangezogen, ohne daß sich jedoch bei diesen prinzipielle Abweichungen von der erstgenannten Form ergeben hätten.

Die mit Methylenblau vital oder mit Hämatoxylin (nach Pikrinsäuresublimat usw. -Fixierung) gefärbten Flügel zeigten zunächst, daß nicht ein einheitlicher Nervenstamm, wie K. Guenther für die von ihm untersuchten Formen anzunehmen scheint, in die Flügelbasis eintritt, daß auch nicht bereits vor der Flügelwurzel eine Sonderung der Nerven in so viel Äste, als Adern vorhanden sind, stattfindet, wie Freiling annimmt, sondern daß etwas von der Flügelbasis entfernt eine Sonderung des vom Meso-Meta-Thoracalganglion kommenden Nerven in drei Hauptstämme stattgefunden hat, von welchen die beiden vorderen erheblich stärker als der dritte hintere sind. Letzterer reißt bei der Präparation leicht ab und ist auch wegen seines durch Chitinverdickungen oft verdeckten Laufes nicht mühelos nachzuweisen.

Die Breite der drei Nerven beträgt in unserm Fall für den vorderen Nerven etwa 18 μ, für den mittleren etwa 28 μ und für den hinteren 7,5 μ.

Die drei Hauptstämme, welche wir von jetzt ab von vorn nach hinten mit *NI*, *N II* und *N III* bezeichnen wollen, treten nun durch

ringartige Öffnungen in besondere Hohlräume der Flügelbasis ein, auf deren detaillierte Beschreibung hier jedoch verzichtet wurde, es soll nur das zum Verständnis Notwendige mitgeteilt werden. Wir werden darauf später noch einmal bei Besprechung der Chitingebilde, auf welchen die großen Sinneskuppelgruppen der Flügelbasis stehen, zurückkommen. Ausführlich wird darüber im später erscheinenden II. Teil der Arbeit berichtet werden.

Verfolgen wir nunmehr an der Hand der Fig. 1 u. 2, Taf. VIII, den Verlauf der drei Nervenhauptstämme. Die Fig. 1 bezieht sich auf *Chimabacche fag.* und soll nur den Nervenverlauf darstellen, während Fig. 2, welche sich auf eine robustere Form, *Rhyparia purp.* (eine Arctiide) bezieht, auch die wesentlichsten Chitinteile anzeigt.

Nerv I (Fig. 2) tritt durch eine sehr regelmäßige, runde bis ovale Öffnung (*OeI*), welche das große Basalstück B_1 durchbohrt, in den Flügel ein, begleitet von einer vor ihm liegenden etwa dreimal so dicken Trachee *Tr*1. Unser Basalstück B_1 entspricht dem in Berleses Werke »Gli Insetti« mit *a* bezeichneten Stück. Zwischen dem Stück B_1 und der Vorderrandader (bei Berlese »Vena Costale«) liegt noch ein Stück B_2 (Berlese *a*2), so daß also die Vorderrandader mit einem großen aus den beiden Teilen B_1 und B_2, bestehenden Kopfstück artikuliert (Fig. 2). Bald nach seinem Eintritt in die ringförmige Öffnung *OeI* gibt *NI* die Hauptmasse der Fasern zu einer Gruppe von primären Sinneszellen ab, welche ihrerseits Fortsätze an eine später näher zu besprechende Sinneskuppelngruppe der Unterseite des Flügels (*C.G*) abgeben. Unmittelbar hinter dieser Sinneskuppelngruppe (s. Fig. 1) teilt sich dann der Rest der Fasern so, daß ein Teil derselben als »Costalnerv« in der Costalader (= Ader I) und später in der Vorderrandader weiter verläuft, während der andre Teil, zum Flügelrande vordringt und an jener, auf Fig. 2 mit *E* bezeichneten Stelle, wo durch den Einschnitt am Vorderrand des Flügels die Grenze zwischen dem Basalstück B_2 und der Vorderrandader markiert ist, in diese letztere eindringt, um sich in ihr in seinem weiteren Verlauf meistens mit dem Costalnerven zu vereinigen. Ich bezeichne den in die Basis der Vorderrandader eindringenden Nerv als »Vorderrandadernerv«. Um Mißverständnisse zu vermeiden, betone ich gleich hier, daß unter Vorderrandader durchgehends die nahe dem Vorderrand des Flügels verlaufende chitinige Röhre verstanden sein soll, welche nach der Ansicht vieler Autoren ein den übrigen typischen Adern nicht homologes Gebilde sein soll.

Der Nerv *NII* ist der mächtigste der drei Hauptstämme, er innerviert, wie wir später sehen werden, bei weitem die meisten aller auf dem Flügel vorkommenden Sinnesorgane.

Er tritt (Fig. 2), begleitet von einer großen, hinter ihm verlaufenden Trachee (*Tr* 2), durch die Öffnung *Oe*2 in die Flügelbasis ein. Öffnung *Oe*2 ist nicht so regelmäßig geformt wie *Oe*1, da sie von mehreren Chitinteilen begrenzt wird; unter andern beteiligt sich auch ein starker Fortsatz (*Fs*, Fig. 2) des vorhin besprochenen Basalstücks B_1 an der Begrenzung des Öffnung *Oe*2. Nachdem der Nerv *NII* fast die ganze große Kammer K_1 passiert hat, teilt er sich und zwar entsendet er nach hinten und unten den geringeren Teil seiner Fasern an einige Chordotonalorgane des Vorderflügels (*Ch.N.I* Fig. 1). Auf diese soll hier nicht weiter eingegangen werden. Die Hauptmasse der Fasern tritt in das Lumen der eine längliche Röhre bildenden Kammern K_2 und K_3, welche durch eine unvollständige chitinige Scheidewand gesondert werden. Auf der Oberseite der Kammern K_2 und K_3, deren ausführliche Beschreibung ebenfalls später erfolgen soll, stehen nun die Sinneskuppeln der größten Sinneskuppelngruppe des Vorderflügels, welche wir, weil sie gewissermaßen an der Basis der Subcostalader (*II*) stehen, als »Subcostalgruppe« bezeichnen wollen. Am distalen Ende dieser großen Sinneskuppelngruppe (Subcostalgruppe) teilt sich der Nerv *NII* so, daß der weitaus stärkere Ast in der Subcostalader (Ader *II*) und deren Abzweigungen (II_1—II_5) als »Subcostalnerv« weiter verläuft, während der schwächere nach hinten abbiegt (s. Fig. 1), ohne Vermittelung einer besonderen Ader einen Teil des Flügelfeldes durchdringt und sich dann durch eine Öffnung der Medianader (Ader *IV*) in diese hineinbegibt, um in derselben und ihren Zweigen als »Mediannerv« weiter zu verlaufen. Von dieser Abzweigung des Mediannerven aus dem Subcostalnerven hat offenbar Leydig auch etwas bei den von ihm untersuchten Käfern gesehen.

Es sei an dieser Stelle folgende Tatsache etwas ausführlicher besprochen, welche H. H. Freiling schon angedeutet hat, daß nämlich die Nerven nicht dort, wo die Adern an den Flügelrand stoßen, aufhören, sondern daß sie sich dort meistens gabeln, um in der den ganzen Flügelrand umziehenden »Randader« weiter zu verlaufen, wobei es vielfach zu Anastomosen benachbarter Nerven kommt. Auf solche Weise kommt es (Fig. 21, Taf. X), daß der ganze Vorderflügel der Schmetterlinge — bei den Heterocera jedoch mit Ausnahme des Innenrandes — von Nerven umsäumt wird. (Auf die hier innervierten Schuppen und Haare kommen wir später zu sprechen.) Die Ausbildung einer solchen

nervenführenden Randader kommt nicht allen Insektenordnungen in demselben Umfange zu, wie wir sie bei Schmetterlingen finden; bei den meisten Hymenopteren und Dipteren z. B. ist der äußere Flügelsaum sicher ohne nervenführende Randader, ein Teil der Adern erreicht hier garnicht den Flügelrand. Bei Phryganiden hingegen, welche ja nahe Beziehungen zu den Lepidopteren aufweisen, ist der Flügelsaum von einer deutlichen Randader eingefaßt.

Wir haben im vorigen gesehen, daß der Subcostalnerv in der Subcostalader (= Ader *II*) und deren Verzweigungen II_1—II_5, daß der Mediannerv in Ader *IV* und deren Gabeln IV_1 und IV_2 weiterverläuft. Wir haben nun noch Rechenschaft darüber abzulegen, ob in der meist schwach entwickelten Ader *III* und den zu dieser in der neuen Systematik gerechneten Endästen III_1—III_3 auch Nerven verlaufen.

Die Untersuchung daraufhin ergibt, daß in der Tat ein sehr schwacher Zweig des Subcostalnerven in die Ader *III* eindringt (s. Fig. 1), der aber meist nicht einmal bis zur Querader vordringt, geschweige denn die Endäste III_1—III_3, welche stets mit Nerven versorgt sind, innerviert. Vielmehr werden diese Endadern III_1—III_3 zum Teil (bei *Chimabacche* III_1), vom Subcostalnerven, zum Teil (bei *Chimabacche* III_2 u. III_3) vom Mediannerven innerviert. Bisweilen kommt es vor, daß der Subcostal- und Mediannerv anastomosierend eine mittlere Ader (s. Taf. X, Fig. 21*a*) gemeinschaftlich versorgen.

Nach Besprechung des Verlaufs der beiden Nervenhauptstämme *NI* und *NII* bleibt uns noch *NIII* zur Bearbeitung übrig. *NIII* ist bei weitem der schwächste der drei Nerven. Gleich nach seinem Eintritt in die Flügelbasis innerviert er ein Chordotonalorgan; der Rest teilt sich dann weiter so, daß ein Ast in der Submedian- oder α-Ader als »α-Nerv« verläuft, während der andre in die β-Ader abbiegt, in welcher er endigt oder aus welcher er, wenn die β-Ader wieder auf die α-Ader zurückläuft, in die letztere eindringt. Auf der Oberseite der β-Ader und nahe ihrer Basis läßt sich bei den Heterocera meistens, bei den Rhopalocera seltener und in geringerem Umfange, eine kleine Gruppe von Sinneskuppeln (s. Fig. 1 *β.G*) nachweisen,

B. Der Hinterflügel.

Obwohl der Hinterflügel in der Form und in den Aderverhältnissen etwas vom Vorderflügel abweicht, läßt sich an ihm doch dem Prinzip nach dieselbe Art der Nervenverzweigung, wie wir sie am Vorderflügel gefunden haben, nachweisen.

Auch in die Basis des Hinterflügels tritt kein einheitlicher Nerv, sondern es hat schon in kurzer Entfernung von dieser eine Sonderung in drei Stämme *N'I*, *N'II* und *N'III*[1] (s. Fig. 3 u. 4, Taf. VIII) stattgefunden, von welchen der mittlere im Vergleich zum Vorderflügel eine noch viel mächtigere Ausbildung als die beiden andern erfährt.

Meine diesbezüglichen Befunde stimmen übrigens gut zu denen Weinlands am Dipterenschwinger. Weinland schreibt: »Noch vor seinem Eintritt (von mir gesperrt) in den Schwinger teilt sich der im Querschnitt rundliche vom dritten, nicht immer scharf von den übrigen Thoracal- und Abdominalganglien getrennten Thoracalganglion kommende starke Nervenstamm in zwei ungleiche Äste, einen kleinen, 20 μ dicken, vorderen und einem größeren, 31 μ dicken, hinteren« Der kleinere entspricht unserm *NI'*, der dickere *N'II*. *N'III* scheint bei dem Schwinger verloren gegangen zu sein, was uns bei der Umgestaltung desselben aus einem Flügel und bei der sehr schwachen Entwicklung des *N'III* am Hinterflügel der Lepidopteren nicht verwundern dürfte. Es bleibt aber zu beachten, daß er bei den Schmetterlingen wirklich existiert, wovon ich mich nicht nur bei *Chimabacche fag.* (s. Fig. 3*a*), sondern auch bei andern Formen überzeugte; in Fig. 3*b* habe ich aus einem besonders günstigen Präparat vom Hinterflügel des Spanners *Scoria lineata* die Aufteilung des an den Hinterflügel tretenden Nerven in die drei Hauptstämme dargestellt.

Gegenüber den Verhältnissen am Vorderflügel fällt uns am Hinterflügel auf, daß die in diesen tretenden Nerven und Tracheen viel dichter als dort und zwar nach der Mitte der Flügelbasis zusammengedrängt liegen. Auf der Fig. 4 sehen wir den Nerven *N'I* und *N'II* mit je einer großen zugehörigen Trachee *Tr'I* und *Tr'II* durch die Öffnung *Oe*, welche in der Hauptsache von den Skeletstücken SK_1 und Sk_2 umschlossen wird, in die Flügelbasis eintreten. Wir wollen nun kurz den Verlauf der drei Nervenhauptstämme weiterverfolgen.

N'I begibt sich von der Öffnung *Oe* (Fig. 4) nach vorn, und tritt dann bei der distal von dem Vorsprung *v* gelegenen Einbuchtung (bei *x*)[1] in den eigentlichen Flügel ein. Bald nach seinem Eintritt in diesen gibt er einen Teil seiner Fasern an eine Gruppe von Sinneszellen (*C.G*) ab, deren zugehörige Kuppeln auf der Unterseite des Flügels stehen. Es sei schon hier bemerkt, daß diese Gruppe stets aus einer ganz

[1] Es sollen alle Teile, wie Nerven, Tracheen, Sinneskuppelgruppen usw., welche sich auf den Hinterflügel beziehen, stets mit dem Index bezeichnet werden.

erheblich geringeren Anzahl von Kuppeln besteht wie die entsprechende Gruppe des Vorderflügels.

Aus dem Rest der Fasern sondert sich dann einerseits der in der Ader *I* weiterverlaufende Costalnerv, während ein anderer Ast fast senkrecht zur Richtung des letzteren nach vorn abzweigt. Dieser letztere Nerv teilt sich dann in der halben Entfernung bis zum Frenulum noch einmal in zwei größere Äste (von kleineren wurde abgesehen), von denen der eine eine unterhalb des Frenulum gelegene Gruppe von Härchen und haarähnlichen Schuppen innerviert; eine Innervierung der Borsten des Frenulum vermochte ich nicht nachzuweisen. Der andre, unbedeutendere Ast dringt dicht neben dem Frenulum in die Vorderrandader ein, in welcher er jedoch bald endigt. Hierin liegt ein Unterschied gegenüber den Verhältnissen am Vorderflügel, wo der Vorderrandadernerv sehr kräftig entwickelt war und sich sehr weit distalwärts erstreckt. Wir werden später sehen, daß diese stärkere Ausbildung des Vorderrandadernerven im Vorderflügel mit den hier besonders zahlreich auftretenden Randadersinneshärchen und Sinnesschuppen in Zusammenhang steht.

Nerv *N'II* tritt nahe der Flügelbasis in eine Chitinröhre ein, welche die Sinneszellen der großen Subcostalgruppen enthält. Die Chitinröhre liegt aber viel näher an der Flügelbasis als die Kammer K_2 des Vorderflügels, zwischen welcher und der Basis noch die große Kammer K_1 eingeschaltet ist, ganz wie am Vorderflügel wird die Röhre auch hier durch eine unvollkommene chitinige Scheidewand in zwei Kammern K'_2 und K'_3 abgeteilt. Auf der Oberseite der letzteren stehen die Sinneskuppeln der großen Subcostalgruppe (*Sc.G*). Nach Innervierung derselben verhält sich der Fasernrest ganz wie am Vorderflügel, so daß wir auch am Hinterflügel einen Subcostalnerven und einen aus ihm hervorgehenden Mediannerven nachweisen können. Es bleibt noch nachzutragen, daß Nerv *NII'* nach dem basalen Teil der Kammer *II* zu einen Nervenstamm an ein größeres unterhalb der Subcostalgruppe gelegenes Chordotonalorgan abgibt.

Nerv *N'III* ist noch unbedeutender als Nerv *III*, entsprechend dem sehr geringen Vorkommen von Sinnesorganen auf dem Faltenteil des Hinterflügels, wie man den im Bereich der Adern α, β und γ liegenden, bei den Heterocera meist gefalteten Teil des Flügels im Gegensatz zum vorderen Spreitenteil nennt.

Von der am Vorderflügel an der Basis der β-Ader in den meisten Fällen konstatierten Sinneskuppelngruppe ist am Hinterflügel nichts zu bemerken; auch erreichen die in den Adern α, β und γ verlaufenden

Nerven nicht immer den Flügelrand, wenigstens bei den Heterocera nicht, so daß wir dann auch an den Enden der Adern die sonst so konstant vorkommenden paarigen, später näher zu besprechenden Randkuppeln vermissen.

Anhangsweise sei hier eine am Hinterflügel einer Pterophoride (*Pterophorus pentadact.*) gefundene Abweichung der Nervenverzweigung mitgeteilt. Hier zweigt sich merkwürdigerweise der Costalnerv aus dem Subcostalnerven dicht hinter der Subcostalgruppe ab. Es hängt dies wohl mit der in mancher Beziehung modifizierten Ausbildung der Flügel in dieser Gruppe zusammen.

Bisher haben wir den Verlauf der Nerven im Vorderflügel nur soweit untersucht, als er sich innerhalb der Adern (einschließlich der Randadern) vollzieht. Wir kommen nun zu der Frage: Lassen sich auch Nerven außerhalb des Geäders, also im Flügelfelde nachweisen? Frühere Untersuchungen haben ergeben, daß das nicht der Fall ist und in der Tat verlaufen die dickeren Nervenfasern alle in den Adern. Erst H. H. Freiling hat in allerjüngster Zeit (1909) feine in das Flügelfeld eindringende Nerven nachweisen können.

Ich habe dann ohne Kenntnis der Freilingschen Arbeit und mit andrer Methode ebenfalls feinste Nervenfäserchen im Flügelfelde nachweisen können, welche Schuppen charakteristischer Form innervieren. Während Freiling sich der Eisen-Hämotoxylinmethode bediente, wandte ich die vitale Methylenblaufärbung mit nachträglicher Fixierung des Methylenblaues durch Ammoniummolybdat mit Erfolg an. Auf Fig. 5*a* wurde ein Stückchen aus dem Vorderwinkel des Vorderflügels von *Chimabacche fag.* ♂ mit der Verzweigung der Nervenfasern dargestellt; wir sehen, daß in der Regel nur ein ungeteiltes Nervenfäserchen vom Hauptstamme abzweigt, um eine Schuppe zu innervieren; in vereinzelten Fällen teilt sich das Nervenfäserchen um zwei Schuppen zu versorgen.

Im Anschluß hieran seien einige allgemeine Bemerkungen über die Verbreitung der Nerven im Flügelfelde beigefügt. Wie mir scheint, ist dieselbe nur an solchen Stellen möglich, wo die Chitinisierung der Adern nicht vollständig ist, wo vielmehr eine feste Verwachsung der oberen und unteren Lamelle des Flügels nicht stattgefunden hat. An solchen Stellen finden wir dann, wie Färbungen beweisen, auch überall lebende Epidermiszellen, oft noch von polygonaler Form und mit wohlerhaltenem Kern[1]. Oft ist nur die eine Seite einer Ader stark

[1] Die zahlreichen verästelten Zellen, die man nach Färbungen auf dem Schmetterlingsflügel nachweisen kann, sind nichts als im Chitinisierungsprozeß schon weit fortgeschrittene Hypodermiszellen, welche ihre Membranen verloren haben.

chitinisiert, wir erkennen eine deutliche Chitinleiste: Auf dieser Seite sehen wir dann keine Nervenfasern in das benachbarte Flügelfeld eindringen. Auf der gegenüberliegenden Seite ist hingegen keine innige Verwachsung der Lamellen eingetreten und hier sehen wir dann Nervenfäserchen in das Flügelfeld eindringen.

Naturgemäß finden wir auch bei Formen mit sehr zartem Geäder, wie es Microlepidopteren und Spanner aufweisen, Nervenfasern in den Flügelfeldern viel häufiger als bei solchen mit robusten Adern (die meisten Rhopalocera). Ferner zeigen sich bei Formen mit zartem Geäder Nerven im Flügelfelde in fast allen Regionen des Flügels, wohingegen wir bei stark chitinisierten Formen in dem größeren Teil des Flügels nirgends ein Nervenfäserchen die Ader verlassen sehen; man kann auch schon aus dem in solchen Gebieten herrschenden gänzlichen Mangel an innervierten Schuppen, deren charakteristische Form wir später besprechen werden, den Rückschluß machen, daß hier kein Nerv vorhanden ist.

Zwei Regionen gibt es jedoch, in denen, so weit ich bisher beobachtet habe, bei allen Schmetterlingen Nerven außerhalb der Aderung häufiger sind als an andern Stellen. Das ist einmal an der Basis der Flügel der Fall und dann besonders im Vorderwinkel des Vorderflügels. Hier findet man auch dann noch, wenn sonst nur innerhalb der Adern und unter den Schuppenbälgen lebende Zellen anzutreffen sind, einen ziemlich breiten, dem Vorderrand des Flügels ungefähr parallel laufenden und bis in den Vorderwinkel sich erstreckenden Streifen meist polygonaler Epidermiszellen, welche dann durch alle Zwischenstadien in das chitinisierte Gebiet überführen. In dem nicht oder nur in geringem Maße chitinisiertem Gebiet steht der Ausbreitung der Nerven nur geringer Widerstand gegenüber und so sehen wir dieselben dort auch allenthalben verwirklicht.

Die Tatsache, daß gerade der Vorderrand des Vorderflügels in solcher Weise begünstigt wurde, ist auf physiologische Momente zuführen; dieser Region müssen, wie ihr Reichtum an innervierten Haaren und Schuppen zeigt, wichtige Funktionen beim Fliegen zukommen.

Vom morphologischen Standpunkt aus kann uns die unvollkommene Verwachsung der oberen und unteren Lamelle am Vorderrande des Vorderflügels nicht überraschen. Finden wir doch in zahlreichen Insektenordnungen Ähnliches, es sei an die Pterostigmata der Libellen Neuropteren, Hymenopteren usw. erinnert. Aber auch bei einigen Gattungen der Microlepidopteren kennt man schon länger Pterostigmata und ich kann hinzufügen, daß sie wohl allen Schmetterlingen

zukommen; sie fallen eben nur durch die Beschuppung nicht so in die Augen; wenn man aber einen Flügel (besonders schön sieht man diese Verhältnisse bei den Geometriden) sorgfältig entschuppt und mit Boraxkarmin oder Hämatoxylin färbt, überzeugt man sich sofort von ihrem Vorhandensein.

Bau und Verbreitung der Sinnesorgane auf dem Schmetterlingsflügel.

Nachdem wir uns im vorigen Kapitel Rechenschaft über den Eintritt der Nerven in die Flügelbasis sowie über ihre weitere Verzweigung gegeben haben, wollen wir uns im folgenden mit dem Bau und der Verbreitung der Sinnesorgane auf den Schmetterlingsflügeln beschäftigen. K. GUENTHER hat als erster drei Arten von innervierten Gebilden, welche auf denselben vorkommen, hervorgehoben, wenn ihm auch der regelrechte Nachweis der Innervierung für die eine Art, nämlich für die »Sinnesstachel« nicht gelang; außer diesen Sinnesstacheln, welche nichts andres als Sinneshärchen sind, fand GUENTHER als weitere innervierte Gebilde Sinneskuppeln und Sinnesschuppen; erstere waren schon HICKS und GRABER bekannt, wenn sie auch ihren histologischen Bau noch nicht näher kannten. Daß auch Schuppen innerviert werden, hat GUENTHER zuerst auf Schnitten nachgewiesen. FREILING vervollständigt GUENTHERS histologische Befunde wesentlich, er stellt die Innervierung der Sinnesstacheln einwandfrei fest, auch bringt er einiges Neue über die Form der Schuppen und über die Sinneskuppeln am Flügelrande.

Es bleibt aber immer noch manche Lücke zu ergänzen, sowohl hinsichtlich des feineren Baues aller drei Arten von Sinnesorganen als auch besonders hinsichtlich ihrer Verbreitung.

Es sollen nun im folgenden der Reihe nach Sinneskuppeln Sinnesschuppen und Sinnesstacheln oder »Randadersinneshärchen«, wie ich anstatt Sinnesstacheln sagen möchte, zunächst auf ihren Bau hin, dann auf ihre Verbreitung hin untersucht werden. Hinsichtlich der ersten Aufgabe, der Untersuchung des Baues der Sinnesorgane, soll unter Verwertung der GUENTHERschen und FREILINGschen Befunde ein möglichst vollständiges Bild von unsrer bisherigen Kenntnis dieser Gebilde entworfen werden. Hinsichtlich der zweiten Aufgabe, der Verbreitung der Sinnesorgane insbesondere der der Sinneskuppeln kann ich nur in ganz geringem Maße frühere Arbeiten heranziehen.

In einem besonderen Kapitel sollen dann die bisher noch von keinem Autor erwähnten Chordotonalorgane der Schmetterlingsflügel kurz

besprochen werden, deren Lage schon im vorigen Kapitel angegeben wurde. Die ausführlichere Arbeit hierüber soll später folgen.

II. Die Sinneskuppeln.

A. Der Bau der Sinneskuppeln.

Die Sinneskuppeln auf Schmetterlingsflügeln wurden zuerst von K. Guenther auf feinen Schnitten studiert, und zwar handelt es sich bei ihm um Kuppeln der Hinterflügelbasis und solche auf dem mittleren Teile des Flügels im Bereiche der Adern. In jüngster Zeit (1909) hat H. H. Freiling, ohne von den Kuppeln der Flügelbasis Kenntnis zu haben, die nahe dem Flügelrande auf der Unterseite der Adern meist zu zweien stehenden »Randkuppeln« (s. Fig. 21 u. 22, Taf. X), wie wir diese Kuppeln in der Folge kurz bezeichnen wollen, auf Schnitten und Totalpräparaten untersucht und einiges über ihren Bau eruiert.

Von einer Vollständigkeit sind alle diese Befunde aber noch weit entfernt; das hat seinen guten Grund in der Schwierigneit, brauchbare Schnitte zu erhalten. Das Chitin der ausgebildeten Form — und an der Kenntnis der Sinnesorgane bei letzterer muß uns besonders gelegen sein — schneidet sich meist sehr schlecht; das Chitin springt gerade an jenen Stellen, auf die es ankommt, leicht aus; die aufgeklebten Schnitte werden bei der Weiterbehandlung leicht fortgeschwemmt. Doch lassen sich diese Übelstände durch Auswahl günstiger Formen, als welche ich Geometriden erwähnen möchte, durch gutes Einbetten in hartes Paraffin und durch Überziehen der Schnitte auf dem Objektträger mit Photoxylinlösung (verwandt wurde die im hiesigen Institut übliche 0,25—0,5% Lösung; das Photoxylin kann vor dem Einschluß des Objektes in Harz durch Äther-Alkohol wieder entfernt werden) beseitigen. Aber auch nach Beseitigung der angegebenen Übelstände kann man von Glück sagen, wenn man gute Schnitte erhält; als solche können nur solche, die durch die Achse der Kuppel gehen, gelten; alle andern liefern Trugbilder, wie z. B. aus Guenthers Abbildung 10 hervorgeht. Da ich schließlich ordentliche Achsenschnitte erlangte, so bin ich in der Lage, unsre Kenntnisse über die Sinneskuppeln zu erweitern. In sehr hohem Maße verdanke ich dies aber auch der Benutzung günstiger mit verschiedenen Hämatoxylinen gefärbter Totalpräparate, vermittelst deren allein ich z. B. die aus der Stiftchenwand in das Lumen des Stiftchens vorspringenden »Rippen« nachweisen konnte.

Da die »Randkuppeln« und die auf der Oberseite des Flügels im

Bereich der Adern stehenden Kuppeln in ihrem Bau in einigen Punkten von den Kuppeln an der Flügelbasis abweichen — welche Unterschiede wahrscheinlich auf die verschiedene Dicke des Chitins, welche an der Basis sehr beträchtlich, am Flügelrande sehr viel geringer ist, zurückzuführen sind —, so sollen die beiden Typen der Kuppeln gesondert besprochen werden. Hinsichtlich der Funktion der beiden Arten von Kuppeln bestehen wahrscheinlich keine wesentlichen Unterschiede.

Wir wollen nun zunächst die Chitinteile der Randkuppeln betrachten. In Fig. 6, Taf. IX wurde eine solche Randkuppel des Spanners *Hibernia def.* von oben gesehen, der Deutlichkeit wegen, stark übertrieben vergrößert dargestellt (Beobachtung bei etwa 1200facher Vergr.). Wir unterscheiden von außen nach innen folgende Bezirke: Zu äußerst einen breiten Chitinringwall (*R*), von welchem meistens nach außen gerichtete Chitinstreben (*Ch. Str*) abgehen, welche wohl eine erhöhte Festigkeit des Ringes bedingen; wir vermissen dieselben z. B. an den Kuppeln der Subcostalgruppe, wo das Chitin des Flügels schon so dick ist, daß eine feste Einspannung der Kuppeln garantiert ist (Fig. 11). Auf den Ringwall folgt nach innen eine hell erscheinende Ringfurche (*R.F*), und von dem Innenrande der Furche erhebt sich die mehr oder weniger stark gewölbte Kuppel. Diese erscheint nach Hämatoxylin- oder Methylenblaubehandlung blau gefärbt; es rührt dies davon her, daß unter der sehr dünnen, keinen Farbstoff aufnehmenden chitinigen Kuppelmembran eine dicke Polstermasse liegt, welche chemisch wohl eine Vorstufe des Chitins vorstellt und als solche sich bekanntlich intensiv mit Farbstoffen färbt. — Die Chitinkuppel zeigt nach ihrer Mitte zu nochmals einen kreisrunden, durch dunklere Färbung abgegrenzten Bezirk (*Stk*), welcher nichts anderes als der optische Querschnitt des Stiftchenkörpers ist, in dessen Achse der Achsenfaden verläuft. Auf andre histologische Details des Nervenendapparates, welche schon am Totalpräparat wahrgenommen werden können, wird weiter unten eingegangen werden; hier sei nur hervorgehoben, was auch Freiling und Guenther betonen, daß wir es hier mit geschlossenen, gleichmäßig gekrümmten Kuppeln zu tun haben; nirgends läßt sich an der Spitze der Kuppeln eine trichterförmige Einsenkung oder ein Spalt nachweisen, wie solches an den meisten Papillen des Dipterenschwingers vorkommt.

Der Vollständigkeit wegen mögen einige Angaben über die Größenverhältnisse der Randkuppeln beigefügt werden.

Es betrug bei	Äußerer Durchm. des Chitinringwalles	Durchmesser der Kuppel	Optischer Durchmesser des Stiftkörpers
Hibernia defol.	17 μ	13 μ	etwa 3 μ
Vanessa Jo	20—24 μ	13,5 μ	
Chimabacche fag.		9,6 μ	
Euchloe card.		9,5 μ	
Lycaena icarus		prox. 7, dist. 10 μ	

Für die proximale der beiden Randkuppeln finden wir oft etwas kleinere Werte, oft sogar beträchtlich kleinere (s. das Beispiel *Lycaena icarus*); es herrscht offenbar bei den Rhopaloceren eine Tendenz zur Rückbildung der proximalen Kuppel.

Nachdem wir die Chitinteile der Randkuppeln bisher am Totalpräparat von oben betrachtet haben, wollen wir jetzt diese Beobachtungen durch Schnitte, welche möglichst durch die Achse der Kuppel gehen, ergänzen; Fig. 7, Taf. IX zeigt einen solchen Schnitt. Wir stellen zunächst wieder den quergeschnittenen Chitinringwall fest, welcher nach innen zu ziemlich steil und tief abfällt. Vom tiefsten Punkte erhebt sich dann die sehr zart gewordene Chitinlamelle wiederum, um sich, bevor sie noch die Höhe des Chitinringwalles erreicht hat, zu einer mehr oder weniger flachen Kuppel zu wölben. Die die Kuppel nach außen zu abschließende Kuppelmembran (*Km*, Fig. 7) ist von außerordentlicher Zartheit, sie ist nur etwa 0,8—1 μ dick. Unter derselben befindet sich die schon oben erwähnte dicke Polstermasse (*P*), welche sich, wie gesagt, sehr intensiv mit Farbstoffen färbt. Diese Polstermasse finden wir an den Kuppeln der Flügelbasis ebenfalls. Hier gewähren sie auf Schnitten durch die Achse des Organes (Fig. 11, Taf. IX) fast das Bild eines Hufeisens, bilden in Wirklichkeit also einen etwa glockenförmigen Körper. Weinland, welcher dieselben Bildungen an den verschiedenen Papillen des Dipterenschwingers wiederfindet, bezeichnet sie kurzweg als »Hufeisen«. Berlese bildet sie in seinem Werke »Gli Insetti«, I. ebenfalls bei den Sinnespapillen der Dipterenschwinger wiederholt ab, er bezeichnet sie mit »Pezzo semilunare«. In physiologischer Hinsicht betrachte ich die Polstermasse unter Vorbehalt als ein elastisches Polster.

Nach dieser Darlegung der Chitinverhältnisse der Randkuppeln wollen wir den zu diesen gehörigen Zellapparat näher besprechen. Guenther hat von diesen nur die Sinneszelle erwähnt, Freiling fügt noch eine »Hüllzelle« hinzu.

Eine Prüfung zahlreicher mit Hämatoxylinen nach Delafield,

Hansen, sowie mit Heidenhains Eisenhämatoxylin gefärbter Totalpräparate haben mich überzeugt, daß wir drei (allenfalls auch vier) Zellen als festen Bestandteil des zu den Sinneskuppeln gehörigen Zellapparates annehmen müssen, nämlich: 1) Die Sinneszelle, 2) die Hüllzelle, 3) die Kuppel- oder »Kappenzelle«, wie Schwabe die entsprechende Zelle, in seiner Arbeit über die tympanalen Sinnesorgane der Orthopteren nennt; die Kuppelzelle entspricht offenbar der Hüllzelle Freilings.

Als vierte constante Zelle könnte man eine Neurilemmzelle anführen, deren kleiner, nach Färbungen sehr dunkler Kern immer der Sinneszelle dicht anliegt.

Meine Beobachtungen passen somit leidlich zu denen, die Schwabe bei den tympanalen Sinnesorganen der Orthopteren gemacht hat und dem »Schema dell' Udito«[1], das Berlese in seinem Werk (p. 604, Fig. 721 III u. p. 635, Fig. 779) aufstellt; beide Autoren konstatieren außer der Sinneszelle noch eine Kappen- und eine Hüllzelle.

Wir wollen nun die drei Zellen und ihre Differenzierungsprodukte im einzelnen besprechen.

Die Kuppelzelle ist meistens die größere der beiden accessorischen Zellen; ihr etwa 20 μ langer und etwa halb so breiter Kern zeigt ziemlich große, gleichmäßig verteilte Chromatinbrocken. Die Lage des Kernes ist stets unterhalb des distalen Teiles des Chitinringwalles (Fig. 8*b*, Taf. IX); ferner ist zu beachten, daß derselbe bei Betrachtung von oben immer zuerst von den drei in Frage kommenden Kernen im Gesichtsfeld erscheint, daß er mithin der höchst gelegene ist; deswegen spreche ich die zu ihm gehörige Zelle auch als Kuppelzelle an.

Der Hüllzellkern liegt stets proximalwärts von dem Kappenzellkern, oft liegt er diametral von letzterem wie auf Fig. 8*b*. Sein Chromatin ist meistens noch dichter und feiner als das des Kuppelzellkerns; er erscheint nach Hämatoxylinfärbungen stets intensiver gefärbt als die Nachbarkerne, meistens ist er fast ganz schwarz. Die Größe des Kernes ist bei den einzelnen Formen verschieden, oft ist er ebenso groß wie der Kappenzellkern, meistens jedoch etwas kleiner, in manchen Fällen sogar beträchtlich kleiner; einem solchen letzteren Fall ist es wohl zuzuschreiben, daß Freiling ihn nicht beachtet hat. Über die Höhe des Hüllzellkerns wurde schon erwähnt, daß derselbe stets etwas tiefer als der Kuppelzellkern liegt, da er außerdem stets nahe dem

[1] Es soll durch diese Bemerkung jedoch nicht die Annahme ausgedrückt werden, daß es sich bei unsern Kuppeln um Hörorgane handelt.

Terminalschlauch der Sinneszelle liegt, so ist es wohl berechtigt, die zu ihm gehörige Zelle als die »Hüllzelle« der Sinneszelle aufzufassen.

Leider war es mir nicht möglich, genaue Grenzen der Zellen, welche zu den beiden, in der Lage genau bestimmbaren Kernen gehören, festzustellen.

Hinsichtlich der Genese der Kuppelzelle und der Hüllzelle stimme ich der allgemein herrschenden Ansicht, daß sie modifizierte Epidermiszellen sind, bei. Man sieht auch deutlich, daß sie durch feine Fäden (Plasmabrücken) mit benachbarten Hypodermiszellen verbunden sind.

Wir wenden uns nunmehr der Sinneszelle zu. Die Form derselben ist rundlich, birnförmig oder ellipsoidisch; bei der proximalen Randkuppel herrscht im allgemeinen die rundliche, bei der distalen eine längliche Form vor; außerdem übertrifft die distale Sinneszelle die proximale meist ganz erheblich an Größe, wie das auch FREILING schon hervorhebt. Demgemäß können wir wohl auch annehmen, daß die distale Zelle die funktionell wichtigere ist, und von diesem Gesichtspunkt aus können wir auch die in manchen Fällen (besonders bei den Rhopalocera) eingetretene gänzliche Reduktion der proximalen Sinneskuppel nebst Sinneszelle verstehen. Wir kommen hierauf noch einmal im Kapitel über das Vorkommen der Randkuppeln zu sprechen.

In Fig. 9*a* (Taf. IX) wurde eine, zu einer distalen Randkuppel gehörige Sinneszelle von *Chimabacche fag.* nach einem Methylenblaupräparat abgebildet. Wir sehen eine etwa 45 μ lange Zelle mit einem etwa 19 μ langen, etwa 11 μ breiten Kern (die Chromatinverhältnisse studiert man besser an Hämatoxylinpräparaten). Der Kern enthält einen großen, bei der Methylenblaumethode besonders deutlich sichtbaren, Nucleolus, der von einem hellen Hof umgeben ist (*Ncl*); in einigen Fällen wurden zwei diametral gelegene Nucleolen festgestellt (s. Fig. 9*b*). Im distalen Teil der Zelle fielen mir mehrere sich mit Methylenblau intensiv blau färbende Körperchen auf. Der Sinneszelle liegt meist noch eine Neurilemmzelle an, deren kleiner Kern sich sehr intensiv färbt (*Neu.K*, Fig. 7*a* u. 8*a*, Taf. IX).

Wir kommen jetzt zur Besprechung des Nervenendapparates. Es hat mir unendlich viel Mühe gekostet, hier einige Klarheit zu bekommen. Das lag besonders, wie schon oben erwähnt, an der Schwierigkeit, brauchbare Schnitte zu erhalten, ferner aber auch an der außerordentlichen Kleinheit der Objekte; man bedenke, daß das sogenannte Stiftkörperchen nur 2—2,4 μ hoch ist und an der Basis nur einen Durch-

messer von etwa 2 μ besitzt[1]. Zum Glück war es mir möglich, vieles nicht durch Schnitte zu Erlangende durch günstige Hämatoxylin-Totalpräparate zu ergänzen.

Fig. 7*a* zeigt einen durch die Achse einer Randkuppel von *Larentia bil.* geführten Schnitt, welcher aus FLEMMING-Material erhalten wurde, der Zellapparat wurde zum Teil nach Totalpräparaten ergänzt. Wir finden folgende charakteristische Elemente: In der Mitte des Apparates den feinen Achsenfaden *Ax*, welcher die nach der Osmiumbehandlung glashell aus der dunkleren Umgebung hervortretende »Vacuole« (*Va*) durchzieht; letztere ist in unserm Falle ein nach oben zu sich ein wenig erweiterndes Bläschen, eine Erweiterung des Terminalschlauches, die ihrerseits, von der punktiert angegebenen Substanz der Hüllzelle umgeben wird. Oberhalb und als Fortsetzung der Vacuole befindet sich das auf Achsenschnitten dreieckige, in Wirklichkeit konische »Stiftkörperchen« (*Stk*), welches die Kuppelmembran berührt.

Dieser letztere ist etwa 2,4 μ hoch und hat an der Basis einen Durchmesser von etwa 2 μ. Nach der Osmiumbehandlung erscheint es fast gleichmäßig dunkel (Fig. 7*b*), es hebt sich infolgedessen besonders scharf gegen die unter ihm liegende »Vacuole« ab. Bei stark osmierten Präparaten und solchen, die nach HEIDENHAINscher Hämatoxylinfärbung nicht genügend differenziert wurden, könnte man auf Achsenschnitten (Fig. 7*a* u. *b*) das Stiftkörperchen als die Endigung des Achsenfadens ansehen. Gut differenzierte Totalpräparate (vorteilhaft waren auch mit HANSENschen Hämatoxylin gefärbte Präparate) überzeugen uns aber bald, daß der Achsenfaden innerhalb des Stiftchenkörpers verläuft (wie das auch FREILING betont) und in Form einer sich dunkel färbenden Spitze an die Kuppelmembran stößt. Bei gut differenzierten Eisenhämatoxylin-Totalpräparaten sieht man, daß das Hämatoxylin stark aus der Stiftchenwand ausgezogen wird, während der Achsenfaden und seine Endigung dunkel gefärbt bleibt; ähnliche Beobachtungen machte ich an den Stiftchenkörpern der Sinnesschuppen und Sinneshaare.

Zum Schluß sei noch einiges über den feineren Bau der Stiftchenwand gesagt, was an Totalpräparaten, welche mit HANSENS Hämatoxylin

[1] Bei den Orthopteren besitzen gewisse Stiftkörperchen der tympanalen Sinnesorgane eine Länge von 23 μ, an solchen sind die feineren Verhältnisse natürlich viel leichter zu sehen; auch die von mir in den Chordotonalorganen der Schmetterlinge gefundenen Stiftkörperchen besitzen die relativ ansehnliche Länge von etwa 17—19 μ und an diesen habe ich die feineren Strukturen viel leichter eruieren können.

gefärbt oder welche mit Osmium behandelt waren, am bequemsten festgestellt wurde. An auf die angegebene Weise hergestellten Präparaten sieht man bei tieferer Einstellung deutlich die Vacuole mit dem in ihrer Mitte verlaufenden feinen Achsenfaden; bei etwas höherer Einstellung erweitert sich dieselbe und es tritt dann auf der Höhe des Chitinringwalles und somit an der Basis des Stiftchens (s. Fig. 10, Taf. IX) ein etwa zahnradähnliches Bildchen ins Gesichtsfeld, das dadurch zustande kommt, daß von der Stiftchenwand Verdickungen in das Lumen des Stiftkörpers vorspringen. Diese Vorsprünge oder »Rippen« ,wie Schwabe und Adelung ähnliche Gebilde der Stiftkörper in den Tympanalorganen der Orthopteren nennen, vermochte ich leider nicht absolut sicher zu zählen, jedoch halte ich es für ziemlich sicher, daß es deren zehn sind. Ob die Rippen sich bei unsern Sinneskuppeln gabeln, wie das Schwabe für die Rippen im Stiftchenkörper der tympanalen Sinnesorgane der Orthopteren beschreibt, so daß an der Basis der Stiftwand zunächst fünf dickere Rippen sind, welche sich nach oben zu gabeln, so daß dann zehn feinere Rippen zu sehen sind, das vermochte ich infolge der bei den Stiftkörperchen unsrer Kuppeln herrschenden winzigen Dimensionen nicht festzustellen[1]. Das ist auch nicht von großer Bedeutung, die Hauptsache bleibt zunächst, daß tatsächlich Rippen in der Wandung des Stiftkörperchens nachzuweisen sind.

Um den auf der Höhe des Zahnradbildchens sichtbaren, etwa 0,5—0,8 μ dicken Achsenfaden sieht man feinkörniges Plasma, das nach der Peripherie zu verschwindet, so daß dort das Lumen des Stiftkörpers hell erscheint.

Die Kuppeln an der Flügelbasis wurden bisher nur von K. Guenther auf Schnitten untersucht. Seine Angaben sind aber doch recht dürftig und zu allgemein gehalten; Guenther hat offenbar keine exakten Achsenschnitte erhalten, welche allein uns über den Bau der Kuppeln Aufklärung bringen können.

Der Unterschied zwischen den Kuppeln an der Basis und den Randkuppeln wird durch die verschiedene Ausbildung des angrenzenden Chitins bedingt. Während dasselbe in der Umgebung der Randkuppeln sehr dünn ist, besitzt es an der Basis eine große Mächtigkeit, wie ein Vergleich der Fig. 7 *a* u. 11, Taf. IX lehrt. Aus der Dicke des Chitins an der Flügelbasis wird weiter verständlich, daß die Kuppeln dort — im Gegensatz zu den Randkuppeln — gar keinen oder nur einen ganz

[1] Bei den Chordotonalorganen im Schmetterlingsflügel war mir dies mit Leichtigkeit möglich.

unbedeutenden Chitinringwall aufweisen, da durch die Dicke des Chitins schon eine feste Einspannung der Kuppelmembran garantiert ist.

Die Wölbung der Kuppeln ist sehr sanft und vollkommen gleichmäßig; ihr Durchmesser ist geringer als der der Randkuppeln, er beträgt nur 4,5—9 μ, bei den Rhopalocera scheint er im allgemeinen geringer als bei den Heterocera zu sein. Ich gebe folgende Maße: Es betrug der Durchmesser einiger Sinneskuppeln der Subcostalgruppe

Pieris rapae	etwa	4,5—5 μ,
Melanargia gal.	»	5,5 μ,
Cerura vin.	»	6,5—9 μ,
Rhyparia purp.	»	7,5 μ,
Scoria lin.	»	5 μ,
Chimabacche fag.	»	5 μ,
Hyponomeuta pad. . . .	»	5 μ.

Unterhalb der meist kaum 1 μ dicken Kuppelmembran befindet sich zunächst die später näher zu besprechende Polstermasse und unterhalb der letzteren der fast die ganze Chitinschicht durchsetzende, in seiner Achse den Terminalschlauch mit der Nervenendigung führende Membranalkanal der Autoren. Sein an der Basis etwa 3,5 μ weites Lumen erweitert sich ein wenig nach oben und schließt mit einer annähernd halbkugelförmigen Wölbung ab, es setzt sich jedoch von seinem Gipfel aus ein winziger konischer Fortsatz bis zur Kuppelmembran fort, in welchem die Nervenendigung liegt.

Zwischen dem Membranalkanal und dem umgebenden Chitin ist nun wiederum jene vorhin schon erwähnte Polstermasse eingeschaltet (Fig. 11, Taf. IX). Dieselbe ist hier infolge der Länge des Membranalkanales höher als bei den Randkuppeln und gewährt hier in der Tat auf Achsenschnitten in ihrem unteren Teil ein hufeisenähnliches Bild, wie es Weinland und Berlese bei Sinnesorganen am Dipterenschwinger ebenfalls gefunden und abgebildet haben.

Die Polstermasse färbt sich sehr intensiv und innig mit Hämatoxylinen, so daß z. B. bei starker Differenzierung nach Färbung mit Eisenhämatoxylin schließlich außer den Kernen nur die Polstermassen der Sinneskuppeln durch Färbung auffallen. An solchen Präparaten sieht man weiter sehr deutlich, daß die Polstermasse sich basalwärts kontinuierlich in die unterste, unmittelbar über der Hypodermis liegende feine Schicht des Chitins fortsetzt, die sich wie die Polstermasse färbt. Wir haben es somit in dieser wohl zweifellos mit einer Vorstufe des Chitins zu tun.

Bei dem in Fig. 11 abgebildeten Typus der Polstermasse, welcher bei einer Kuppel der Subcostalgruppe des Vorderflügels des Spanners *Larentia bil.* gefunden wurde, können wir zwei Teile unterscheiden, eine obere Masse, welche unmittelbar unter der Kuppelmembran liegt (*OP*) und dann den auf Achsenschnitten hufeisenförmigen Teil, welcher den Membranalkanal begrenzt. Zwischen diesen beiden Teilen befindet sich nach außen hin bei *x* ein kleinerer hellerer Raum, welcher ursprünglich (ontogenetisch) wohl mit dem Membranalkanal in offenem Zusammenhang gestanden hat. Wir legen dieser Annahme einen Vergleich der Fig. 11 und 12 zugrunde. Fig. 12 zeigt uns einen Schnitt durch die Achse einer Kuppel von der Basis des Vorderflügels einer primitiveren Form, *Hyponomeuta* (*pad.* ?). Es läßt sich zunächst wieder ein oberes, unmittelbar unter der Kuppelmembran liegendes Polster feststellen (*O.P*), und dann ein tieferes, welches die Wandungen des Membranalkanales seitlich begrenzt (*u.P.*); beide dicke Polstermassen stehen durch einen dünnen ausgebuchteten Streifen der Polstermasse in Verbindung. Der von dieser ausgebuchteten Partie eingeschlossene, durch *x* bezeichnete Raum, ist hier nun ganz deutlich eine Fortsetzung des Membranalkanales. Stellen wir uns nun weiter vor, daß der nach oben und innen zu vorspringende Zapfen des unteren Polsters in der durch Punkte angedeuteten Richtung weiter wächst, so gelangen wir zu einem Typus, auf welchen sich unser in Fig. 11 dargestellter Typus ohne weiteres zurückführen läßt.

Wir wenden uns jetzt dem Zellapparat der Sinneskuppeln an der Basis zu, zu welchem die Sinneszellen und Hüllzellen zu rechnen sind.

Die spindelförmige oder auch birnförmige Sinneszelle besitzt den charakteristischen, chromatinarmen, bläschenartigen Kern der meisten Sinneszellen. Da die meisten Sinneszellen unsrer Organe weit von der Hypodermis abgerückt sind, so besitzen sie einen langen Terminalschlauch; der auf Fig. 13 abgebildete (*Ts*) besitzt beispielsweise eine Länge von etwa 32 μ; er ist außerordentlich dünn, an seiner Wurzel nur etwa 2,5 μ dick, er verjüngt sich dann nach der Cuticula zu noch mehr, auf 1,5 μ und weniger. Rings von Hüllsubstanz umgeben biegt der Endschlauch in den Membranalkanal ein, in dessen Achse er verläuft. Sein Durchmesser beträgt hier nur etwa 1 μ, oft auch nur 0,5 bis 0,8 μ; nach dem Ende zu wird seine Wandung ein wenig dicker und außerdem verjüngt sich sein Durchmesser ein wenig; dann endigt der Schlauch mit einem deutlich abgesetzten nadelförmigen Spitzchen, das sich intensiv mit Hämatoxylin färbt; in dem Spitzchen haben wir die Nervendigung zu erblicken. Das etwa 1 μ lange Endspitzchen

durchdringt die feine zapfenförmige Fortsetzung des Membranalkanales, welche die Polstermasse durchsetzt, und stößt schließlich an die Kuppelmembran an.

Leider war es mir bei der außerordentlichen Kleinheit der Dinge nicht möglich, absolut Sicheres über den letzten Teil des Terminalschlauches zu eruieren, doch hatte ich aus zahlreichen Präparaten die Überzeugung gewonnen, daß wir es in dem Endabschnitt des Terminalschlauches (unterhalb des Endspitzchens) bei den Kuppeln an der Basis mit einem winzigen »Stiftkörper« im Sinne J. Schwabes zu tun haben.

Während ich den Achsenfaden im basalen Teil des Terminalschlauches deutlich sah, war mir dies in seinem Endabschnitt nicht mit gleicher Deutlichkeit möglich.

Es sollen jetzt noch einige Bemerkungen über die Hüllzellen folgen. Auf Schnitten ist es fast unmöglich einen Einblick in das scheinbare Chaos von Sinneszellen, Hüllzellen, Neurilemm- und Bindegewebszellen zu erlangen, das man innerhalb der großen Sinneszellengruppen findet. An günstigen[1], mit Hämatoxylinen gefärbten Totalpräparaten kann man sich hingegen mit weniger Mühe und mit dem Vorteil einer großen Übersichtlichkeit bald überzeugen, daß zu jeder Sinneszelle in der Regel wohl zwei große Hüllzellen gehören, ganz ebenso wie wir es bei den Randkuppeln fanden. Diese Hüllzellen, deren großer chromatinreicher Kern sich intensiv färbt, sind Hypodermiszellen, welche mit ihrem basalen, kernhaltigen Teil in die Tiefe gerückt sind, während der distale Teil, mit der tiefsten Schicht der Cuticula — sowohl innerhalb wie außerhalb der Membranalkanäle — zusammenhängt. Indem die Hüllzellen sich in die Tiefe streckten und sich dem Terminalschlauch der Sinneszelle anlegten, entstanden Hohlräume zwischen benachbarten Hypodermiszellen, welche sich verschiedenen Terminalschläuchen anschlossen; die Hohlräume wurden in Fig. 16 mit *Lu* bezeichnet.

Außer diesen Hüllzellen epidermoidaler Abkunft wird die Sinneszelle in ihrem basalen Teil noch von Neurilemm- und Bindegewebszellen umgeben.

Auf ein genaueres Studium dieser Verhältnisse konnte ich nicht mehr eingehen.

Zum Schluß möchte ich noch auf die Fig. 14, 15 und 16 verweisen;

---

[1] Als solche empfehlen sich Microlepidopteren und Spanner; ich benutzte den kleinen Frostspanner (*Cheimatobia brum.*) und die Gelechiide *Chimabacche fag.*

Fig. 14 und 15 stellen Querschnitte durch die Subcostalgruppe des Vorderflügels des Spanners *Cheimatobia brum.* dar, Fig. 16 einen Schnitt durch die Costalgruppe eines Kleinschmetterlings, *Chimabacche fag.* In letzterer (Fig. 16) stehen die Kuppeln auf einer annähernd ebenen Fläche, die Hüllzellen befinden sich in einer zur Cuticula parallelen Lage, ein wenig in die Tiefe gerückt. Daß die Hüllzellen wirklich Epidermiszellen sind, kann man in der Costalgruppe besonders deutlich daran erkennen, daß man an jenen Stellen, wo die Sinneskuppeln zu stehen beginnen, feststellen kann, wie die Basilarmembran, welche unter den benachbarten, flachen, der Cuticula dicht anliegenden Hypodermiszellen kontinuierlich herzieht, sich an jenen Stellen mit in die Tiefe senkt und unterhalb der Hüllzellen herzieht. Die Basilarmembran wird vermutlich nur von den Sinneszellen selbst durchbrochen.

Die Fig. 14 und 15 stellen Querschnitte durch den distalen Teil der Subcostalgruppe vor. Fig. 15 zeigt die Kammer K_2, in deren Wandung die Sinneskuppeln eingelassen sind, im Zusammenhang mit den benachbarten Teilen des Flügels; Fig. 14 zeigt die Kammer K_2 allein in stärkerer Vergrößerung. Von dem starken Nervenstamm *NII* treten die Nervenfasern an die Sinneszellen, welche wiederum von Neurilemm und Hüllzellen epidermoidaler Abkunft umgeben sind. Die Hüllsubstanz ist in riesiger Masse vorhanden; sie nimmt schon auf Querschnitten durch die Mitte der Sinneszellen eine größere Fläche ein als diese, und nach der Cuticula zu überwiegt die Hüllsubstanz immer mehr.

B. Die Verbreitung der Sinneskuppeln.

1. Die Sinneskuppelngruppen an der Flügelbasis.

α. Die Sinneskuppeln an der Basis der Vorderflügel.

Während die Sinneskuppeln auf den Adern des Flügels vereinzelt und nur nahe dem Flügelrande in der Regel zu zweien stehen (Randkuppeln), worüber später Ausführlicheres mitgeteilt wird, finden wir sie an der Basis des Vorder- und des Hinterflügels in großen charakteristischen Gruppen angeordnet. Die Zahl der an der Basis der Flügel vorkommenden Kuppeln übertrifft die Summe der Anzahl aller übrigen auf dem Flügel stehenden Kuppeln meist um ein mehrfaches. Es muß uns daher verwundern, wenn in neuerer Zeit K. Guenther nur »an einer Stelle des Hinterflügels« eine größere Zahl von Kuppeln wahrnimmt, während er von ihrem Vorkommen am Vorderflügel garnichts aussagt. H. H. Freiling, dessen Arbeit sonst

Zeugnis von guter Beobachtung ablegt, scheint auch die Gruppe am Hinterflügel nicht einmal gefunden zu haben, wie seine Worte beweisen: »Eine Anhäufung von solchen Sinnesapparaten an der Wurzel des Hinterflügels, wie sie Guenther von *Spilosoma urticae* beschreibt, habe ich bei den von mir untersuchten Formen nicht wiederfinden können« usw. Diese negativen Befunde sind um so merkwürdiger, als Graber und besonders Hicks, wie bereits in der Einleitung erwähnt, schon unzweifelhaft, wenn auch im einzelnen noch ziemlich oberflächlich, »porifere Vorkommnisse« an der Flügelbasis bei Lepidopteren festgestellt hatten. Graber hat freilich nur nach längerem Bemühen und nur am Hinterflügel eines *Bombyx mori* eine Gruppe von Kuppeln gefunden. Wir erfahren aber weder aus dem Text Näheres über dieselbe, noch gewinnen wir aus seiner Fig. 56 Klarheit.

Im folgenden sollen nun zuerst die an der Vorderflügelbasis vorkommenden Sinneskuppeln hinsichtlich ihrer Gruppierung besprochen werden.

Vorgreifend will ich bemerken, daß sich dabei eine sehr gesetzmäßige Verteilung der Kuppeln ergeben wird. Wir werden einzelnen Gruppen von Kuppeln begegnen, die für gewisse Gattungen (und wahrscheinlich auch Arten) charakteristisch sind, andern, die fast allen Schmetterlingsfamilien zukommen.

In bezug auf die ersteren, bestimmten Gattungen zukommenden Gruppen sei bemerkt, daß auch Hicks und Graber bei den Dipteren ähnliches fanden. Sagt doch letzterer bei Besprechung der Verbreitung der Sinneskuppeln an der Flügelbasis an einer Stelle: »Sind nun die im vorstehenden über die poriferen Pteralorgane der Zweiflügler gemachten Mitteilungen auch im höchsten Grade lückenhaft, so dürfen sie vielleicht doch geeignet sein, zu zeigen, daß eine eingehendere Behandlung dieses Gegenstandes selbst innerhalb einer und derselben Abteilung der Insekten, zu interessanten und zum Teil auch für die Systematik wertvollen Ergebnissen führen würde.«

Hicks äußert sich über diesen Punkt folgendermaßen: "The species of a given genus, especially of the Dipterous group, exhibit a marked similarity in the appearance of the organs, so that it is possible by examining them, to tell to what genus any Fly, whose halteres are presented to you, belongs." Leider hat er aber diese Angaben nicht durch bestimmte Beispiele erhärtet, so daß seine zweifellos richtigen Beobachtungen für die Nachwelt verloren gegangen sind.

Außer den für gewisse Gattungen oder Familien charakteristischen Gruppen treffen wir sodann noch solche, die fast allen Schmetterlings-

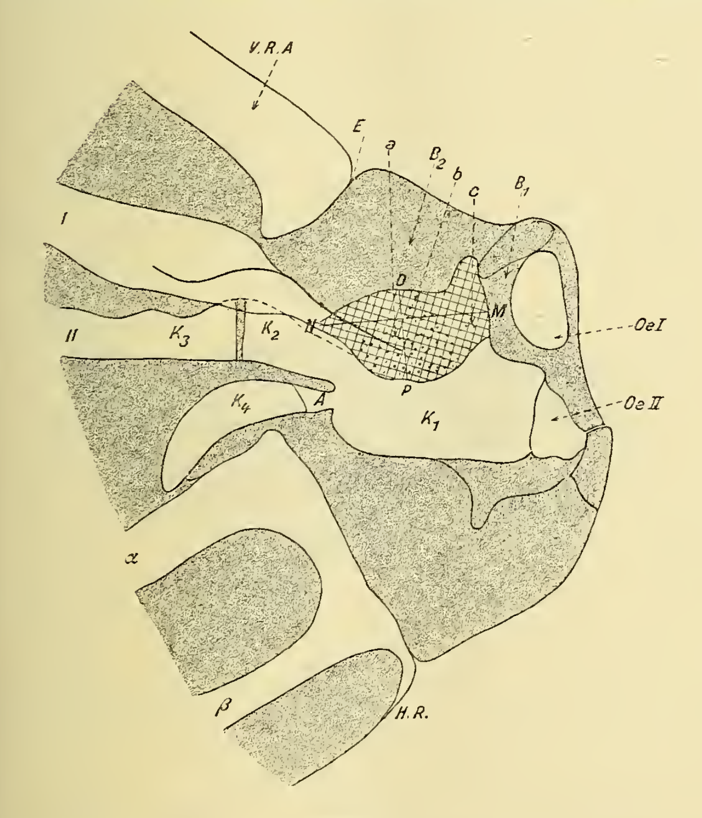
familien zukommen. Beispielsweise konnte eine kleine Gruppe vo nur zwei Kuppeln auf der Unterseite der Vorder- und Hinterflügel basis fast überall festgestellt werden, wie aus Tabelle I und IV ersichtlic ist (Gruppe c). Hierher sind auch die bei allen beflügelten Schmetter lingen anzutreffenden Randkuppeln, deren Bau im ersten Abschnitt nähe beschrieben wurde, zu rechnen. Wie können wir uns diese »Konstan histologischer Elemente« innerhalb einer so formenreichen Insekten ordnung wie den Lepidopteren erklären, welche um so merkwürdige ist, als wir sonst bei Insekten im allgemeinen und bei den uns hier inter essierenden Lepidopteren im besonderen eine sehr große Divergen in der Zahl der Elemente (z. B. der Ommatidien, Riechkegel) be andern Sinnesorganen treffen, man denke an die Augen und die au den Antennen vorkommenden Sinnesorgane usw.? Vorläufig kann ic diese Erscheinungen nicht anders als aus der gleichartigen Funktio einigermaßen begreifen. Während z. B. die Augen der Species a gewisse, durch Form, Größe, Farbe und Zahl charakterisierte Gegen stände der Außenwelt angepaßt sind und deshalb bei den so verschie denen Lebensweisen innerhalb einer größeren Gruppe erheblich variiere (und ähnlich liegt es wohl mit dem Geruch), so wirken die rein mecha nischen Kräfte (wie Luftdruck, Schwere usw.) auf alle Vertreter eine Gruppe, z. B. auf die der Schmetterlinge gleichartiger, und man wir daher daher bei den Sinnesorganen zur Wahrnehmung rein mechanische Einflüsse im allgemeinen geringere Unterschiede innerhalb dieser Tier gruppe erwarten dürfen. Doch kehren wir zunächst zu den Tatsache zurück!

Am Vorderflügel unterscheiden wir zwei große Gruppen vo Sinneskuppeln, von denen die eine, die vom Nerven *I* innerviert Costalgruppe (*C.G*, Fig. 1) auf der Unterseite des Flügels, di andere, vom Nerven *II* innervierte Subcostalgruppe (*Sc.G*, Fig. u. 2) auf der Oberseite des Flügels steht, wie das schon im Kapitel übe die Nervenverzweigung hervorgehoben wurde.

Es ist möglich, daß diese beiden Gruppen den von Graber auc bei andern Insekten gefundenen Gruppen entsprechen, von denen e die näher an der Basis gelegene als »Basales«, die etwas distal vo derselben gelegene als »Skapales Porenfeld« bezeichnet. Leider gib Graber nicht an, ob die von ihm unterschiedenen Porenfelder auf de Ober- oder auf der Unterseite des Flügels stehen, auch sagt er nicht über die zugehörigen Nervenstämme aus, so daß nicht mit Sicherhei zu sagen ist, ob etwa sein »Basales Porenfeld« unsrer Costalgruppe sein »Skapales Porenfeld« unsrer »Subcostalgruppe« entspricht.

Hicks unterscheidet hingegen stets eine nahe der Flügelbasis auf der Unterseite stehende Gruppe von einer etwas mehr von der Flügelbasis entfernten und auf der Oberseite stehenden Gruppe; doch sagt auch er nichts Näheres über die Nervenstämme aus und macht überhaupt zu allgemeine Angaben, als daß man sich mit ihnen begnügen könnte.

Es sei nun zunächst an der Hand der Textfig. 1 die Lage der Costalgruppe beschrieben. Das Chitinfeld, auf dem sie steht, wurde



Textfig. 1.

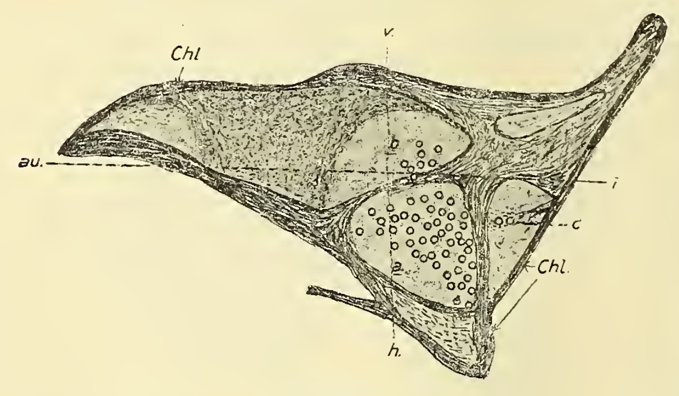
ie Costalgruppe (Unterseite) des Vorderflügels von *Rhyparia purp.* Die Costalplatte schraffiert, ie Sinneskuppeln durch Punkte angedeutet. *a*, *b*, *c*, die drei Gruppen; K_1, K_2, K_3, K_4, *A*, Hohlume; *OeI* und *II*, Öffnungen der Flügelbasis; B_1 und B_2, Basalstücke; *E*, Einschnitt zwischen 2 und Vorderrandader (*V.R.A*); *M*, *N*, Breite, *O*, *P*, Höhe der Costalplatte. Zeiss, Oc. 1, T. 145 Obj. AA. Leitz, Z. App.

chräg-gekreuzt schraffiert dargestellt; dasselbe sei der Kürze halber ls »Costalplatte« bezeichnet. Dieselbe grenzt proximalwärts unmittelar an das große Basalstück B_1, das, wie im Kapitel I dargelegt, die

große Durchbohrung zur Aufnahme des Nerven *I* und der Trachee *I* enthält; distalwärts geht sie in die Basis der Ader *I* über (Costalader), rückwärts grenzt sie an die Kammer K_1, in welcher Nerv *II* verläuft, nach vorn geht sie in das Basalstück B_2 über. Die Länge *MN* (s. Textfig. 1) der Costalplatte beträgt bei *Rhyparia purp.* etwa 0,7 mm. die Breite bei *O.P* etwa 0,3 mm.

Nach Prüfung einer größeren Anzahl gut entschuppter, in Glyzerin oder Damarharz eingeschlossener Flügel werden wir innerhalb der Costalgruppe drei Untergruppen *a*, *b* und *c* unterscheiden können, wobei allerdings bemerkt werden muß, daß nicht immer eine deutliche Grenze zwischen den Gruppen *a* und *b* zu ziehen ist; während bei Großschmetterlingen fast immer eine solche vorhanden ist, können wir bei Kleinschmetterlingen meist nur eine zusammenhängende den Gruppen *a* und *b* entsprechende Gruppe feststellen.

Betrachten wir zunächst auf Textfig. 2, die sich auf den Spanner



Textfig. 2.

Die Costalgruppe der Sinneskuppeln des Vorderflügels bei *Scoria lineata*. *v*, vorn; *h*, hinten; *i*, innen; *au*, außen; *a*, *b*, *c*, die drei Einzelgruppen; *Chl*, Chitinleisten. ZEISS, Oc. 2. T. C Obj. C. LEITZ, Z. App.

Scoria lineata bezieht, die Verhältnisse, wie wir sie bei den Großschmetterlingen in der Regel finden.

Wir finden die Gruppe *b* am weitesten nach dem Vorderrande zu liegen, sie besteht immer aus weniger Kuppeln als *a*, im vorliegenden Fall sind es deren 8, welche, wie es scheint, auf einer annähernd ebenen, durch helleres Chitin von der Umgebung unterschiedenen Fläche stehen.

Die größere Gruppe *a* besteht bei *Scoria lineata* aus etwa 48 Kuppeln, welche ziemlich dicht zusammengedrängt in einer geringen, vo

starken Chitinleisten umschlossenen, in ihren Umrissen bei den einzelnen Familien etwas variierenden Vertiefung stehen.

Außer diesen beiden Gruppen sehen wir proximalwärts von dem vorderen Teil der Gruppe *a* auf oder dicht neben einer die Gruppe *a* begrenzenden Chitinleiste in der Regel zwei nebeneinander, oft auch auf einer hellen Chitinplatte stehende meist große Chitinkuppeln »*c*«. Ich fand diese beiden deutlich markierten Kuppeln in den verschiedensten Familien wieder, wovon Tabelle I unter *c* Zeugnis ablegt, so daß ihr Vorkommen innerhalb der beflügelten Formen fast allgemein ist. Denn bisher habe ich nur wenige Ausnahmen von der Regel konstatiert, welche aber alle systematisch unsichere, primitive Formen betreffen. Bei *Hepialus* vermißte ich die Gruppe c vollständig, man findet bei dieser Gattung nur eine große, nicht in Untergruppen zerfallende Gruppe. — Bei *Hyponomeuta* (*pad.* ?) fand ich nur eine Kuppel, doch liegt hier wohl Reduktion der einen von den beiden die Regel bildenden Kuppeln vor. — Merkwürdiger ist, daß bei *Zygaena filip.* die Gruppe *c* aus fünf Kuppeln zusammengesetzt ist; bekanntlich nimmt die Familie der Anthroceridae auch noch eine unsichere Stellung im System ein und es ist doch gewiß beachtenswert, daß dies auch in der kleinen Gruppe *c* zum Ausdruck kommt. Ein ähnliches Verhalten traf ich bei *Cossus ligniperdus*, also bei einer in vielen anatomischen Merkmalen primitiven Gattung, welche man schon vor längerer Zeit mit gutem Grund aus der Familie der Bombyciden entfernt hatte, da dieselbe gewissen primitiven Microlepidopteren näher steht; bei *Cossus ligniperdus* findet man sieben Kuppeln in der Gruppe *c*.

Es sei hier noch hervorgehoben, daß wir an der homologen Stelle des Hinterflügels ebenfalls die Gruppe *c* mit in der Regel zwei vereinzelten Papillen antreffen.

Interessant ist ferner, daß auch Weinland an der entsprechenden Stelle des Dipterenschwingers von dem homologen Nervenast innervierte vereinzelte Papillen findet, die er als »Hickssche Papillen« (nach dem Entdecker Hicks) bezeichnet. Die Zahl derselben beträgt bei den von Weinland untersuchten Formen 6—11; wir erblicken hierin eine Übereinstimmung mit den bei *Cossus* und *Zygaena* herrschenden Verhältnissen.

Zum Schluß sei nochmals auf die Tabelle I verwiesen, aus welcher hervorgeht, daß bei den Großschmetterlingen in der Regel drei Untergruppen innerhalb der Costalgruppe nachzuweisen sind; ferner sieht man aus ihr, daß die Summe aller zur Costalgruppe gehörenden

Sinneskuppeln nur innerhalb enger Grenzen schwankt, die meisten Kuppeln wurden bei *Cerura vinula*, nämlich etwa 100, gezählt, die wenigsten bei *Scoria lineata*, etwa 60, im Durchschnitt findet man etwa 75 Kuppeln.

Ich mache aber ausdrücklich darauf aufmerksam, daß ein Irrtum beim Zählen sehr leicht möglich ist, wenn es sich um eine größere Anzahl dicht beisammen stehender Kuppeln handelt; auch durch Chitinfalten, welche einzelne Kuppeln verdecken, wird oft ein genaues Zählen derselben unmöglich gemacht; es dürfen daher nur die Resultate, vor denen kein »etwa« steht, als sicher betrachtet werden.

Tabelle I.

Zahl der Kuppeln in der **Costalgruppe** (Unterseite) des Vorderflügels.

Species	Gruppe *a*	Gruppe *b*	Gruppe *c*
1. *Euchloe card.*	etwa 58	16	2
2. *Pieris brassicae*	—	—	2
3. *Pieris rapae*	—	—	2
4. *Gonopteryx rh.*	etwa 60	11	2
5. *Melanargia galatea*	—	12	2
6. *Hesperia* (spec.?)	etwa 57	9	2
7. *Sphinx convolvulus*	—	etwa 18	2
8. *Macroglossa stell.*	—	—	2
9. *Cerura vinula*	etwa 80	18	2
10. *Phalera bucephala*	etwa 56	etwa 19	2
11. *Orgyia gonostigma*	etwa 65	10	2
12. *Agrotis pronuba*	—	8	2
13. *Scoria lineata*	etwa 50	8	2
14. *Acidalia nemoraria*	etwa 60	12	2
15. *Calligenia rosea*	—	—	2
16. *Rhyparia purpurata*	—	—	2
17. *Hyponomeuta pad.*	—	—	1 !!
18. *Pterophorus pentad.*	—	10	2 (sehr groß)
19. *Chimabacche fag.*	etwa 75 (a + b)		2
20. *Trochilium*	—	—	2
21. *Cossus ligniperdus*	etwa 65 (a + b)		7 !!
22. *Zygaena filipendula*	etwa 50 (a + b)		5 !!
23. *Hepialus hectus*	etwa 72 !! (a + b + c)		

Anm. Der Strich — bedeutet hier und in den folgenden Tabellen, daß die Kuppeln der betreffenden Gruppe nicht gezählt wurden.

Die zweite große Gruppe von Sinneskuppeln des Vorderflügels steht auf der Oberseite des Flügels proximalwärts von der Basis der Subcostalader (*II*), sie soll deswegen »Subcostalgruppe« bezeichnet werden (Fig. 1 u. 2, Taf. VIII *Sc.G*). Die Zahl der hier stehenden Sinneskuppeln beträgt meist über 50, in einigen Fällen sogar über 200; Näheres ist aus der Tabelle II ersichtlich.

Mit Hilfe der Fig. 2, Taf. VIII, welche sich auf *Rhyparia purp.* bezieht, sei die Lage der Subcostalgruppe beschrieben; wir beschreiben damit einen Typus, wie er sich bei allen Heterocera — bis auf die systematisch zweifelhaften Formen — findet.

Nerv *II* tritt durch eine große Öffnung *OeII*, welche von mehreren Chitinteilen umschlossen wird und deswegen nicht so regelmäßig erscheint wie die ein Stück durchbohrende Öffnung *OeI*, in die große Kammer K_1 der Flügelbasis ein. Während *NII* selbst nahe dem Vorderrande dieser Kammer verläuft, durchzieht die starke, gleichzeitig mit ihm eintretende Trachee Tr_2, mehr deren mittlere Region. Distalwärts verengert sich das Lumen der Kammer K_1 und zwar endigt es in dem mehr rückwärts gelegenen Teil mit der kleinen Ausbuchtung *A*, blind, etwas mehr nach vorn dagegen geht ihr Lumen durch eine Verengerung in das der dickwandigen Kammern K_2 und K_3 (s. Fig. 2, Taf, VIII) über, und der distale Teil der Kammer K_3 setzt sich dann kontinuierlich in die Ader *II* (Subcostalader) fort.

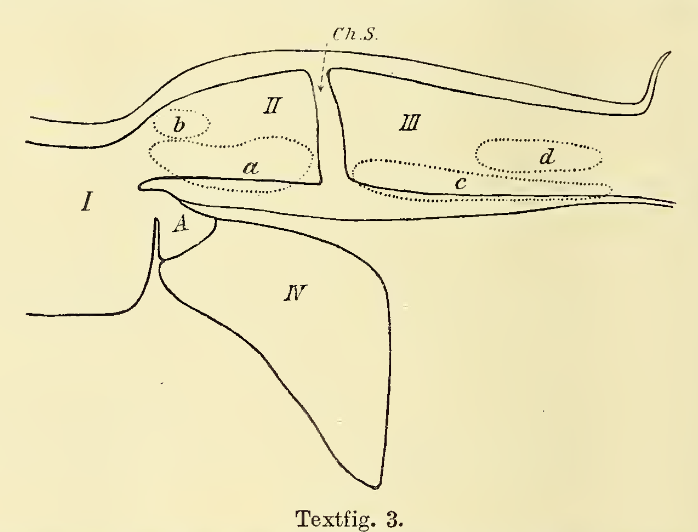
Auf der meist stark, etwa hufeisenförmig gekrümmten Oberfläche (s. Fig. 14, Taf. IX) der Kammern K_2 und K_3 stehen nun die zur Subcostalgruppe gehörenden Sinneskuppeln, und zwar, wie wiederholt bemerkt, auf der Oberseite des Flügels.

Die Kammern K_2 und K_3 sind durch eine bei *Rhyparia purp.* etwa 60 μ dicke unvollkommene, chitinige Scheidewand (*S*) gesondert, welche durch eine in das Lumen der Röhre vorspringende Chitinfalte gebildet wird; indem diese Falte nicht bis zur Mitte der Röhre vordringt, bleibt eine Öffnung zum Durchtritt des Nerven *II* und der Trachee *II* erhalten. Die Bedeutung der Scheidewand liegt wohl in der durch sie erzielten höheren Festigkeit der Röhre[1]. — Mit der Scheidewand erreichen beide Kammern für unsern Fall mit etwa 0,25 mm ihren größten Durchmesser; der von K_2 verengert sich proximalwärts,

[1] Die erwähnte Scheidewand, welche sich bei vielen Insekten findet, hat sich Hicks schon gesehen, ohne sie jedoch im Text zu erwähnen; es geht das aus seinen Fig. 7*a* und 8*a* hervor, von welchen erstere sich auf einen Schmetterling, letztere auf eine Fliege bezieht.

der von K_3 distalwärts aber weniger als K_2. — Die mittlere Länge der Kammer K_2 beträgt 0,45 mm, die von K_3 etwa 0,38 mm. Die Oberfläche der Kammern ist, auch wenn man ihre Krümmung berücksichtigt, demnach nicht gerade bedeutend; aber bei dem geringen Durchmesser der Sinneskuppeln an der Basis von nur 5—9 μ trifft man deren bisweilen doch 150—250; dabei wird nur ein Teil der zur Verfügung stehenden Fläche beansprucht.

Zwei durch eine Scheidewand gesonderte Kammern finden wir nun bei der Subcostalgruppe der meisten Heterocera (die Rhopalocera wollen wir später besonders besprechen), wenn auch verschiedene Modifikationen auftreten. Es kann z. B. bald die proximale,



Textfig. 3.

Die Subcostalgruppe des Vorderflügels von *Cerura vinula*. *I—IV* und *A*, Hohlräume; *Ch.S*, Chitinwand; *a, b, c, d*, Komplexe der vier Sinneskuppelgruppen. ZEISS, Oc. 1, T. 0; LEITZ, Z. App.

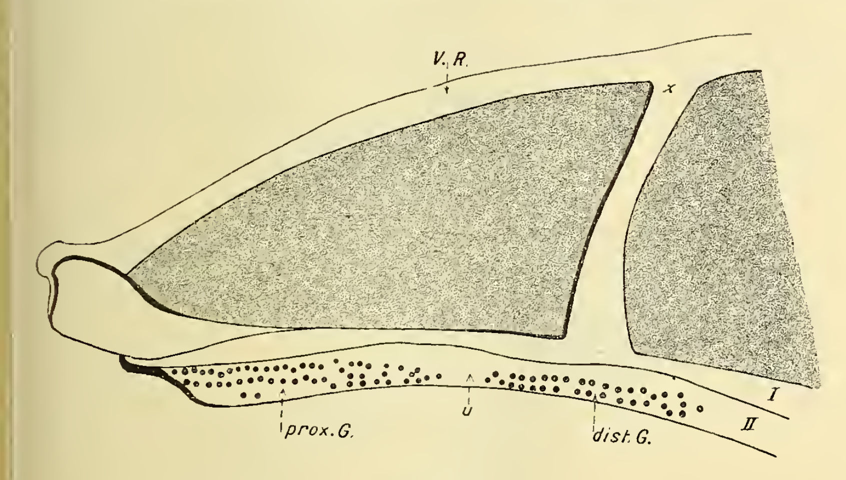
bald die distale Kammer die größere von beiden sein; letzteres trifft z. B. für *Cerura vinula* zu (Textfig. 3).

Wir wollen nunmehr zur Anordnung der Sinneskuppeln auf der Oberseite der Kammern K_2 und K_3 übergehen.

Eine über eine größere Anzahl von Formen ausgedehnte Untersuchung ergibt, daß die Sinneskuppeln hier meistens in besonderen Gruppen angeordnet sind.

Ein indifferentes Verhalten traf ich bisher nur bei der primitiven Gattung *Hepialus*, wo wir ein sehr lang gestrecktes Porenfeld finden (Textfig. 4). Die Kuppeln sind streckenweise in Doppelreihen angeordnet;

im ganzen zählen wir etwa 90 Kuppeln. Etwa in der Mitte des Porenfeldes ist eine kurze Strecke frei von Sinneskuppeln (Textfig. 4), und so könnte man auch hier schon eine größere proximale von einer kleineren distalen Gruppe unterscheiden. Eine chitinige Scheidewand, wie wir sie sonst in der Regel an jener Trennungsstelle finden, ist hier jedoch nicht nachzuweisen. — Wir kommen auf die merkwürdigen bei *Hepialus* herrschenden Zustände noch öfters zurück.



Textfig. 4.

Subcostalgruppe des Vorderflügels von *Hepialus hectus*. *V.R*, Vorderrand; *I*, Costal-, *II*, Subcostalader; *prox.G*, proximale Gruppe; *dist.G*, distale Gruppe; *u*, Unterbrechung der Sinneskuppelgruppe.

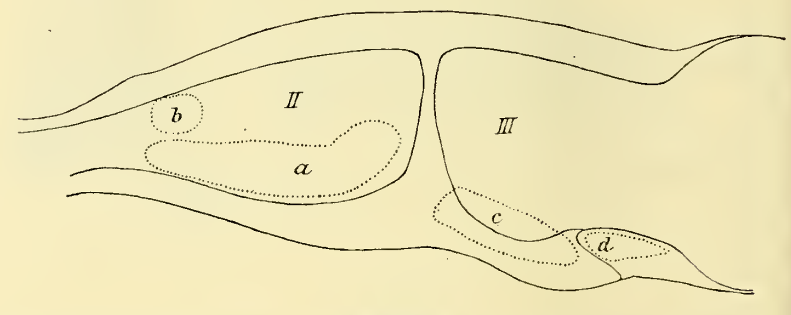
Bei allen Großschmetterlingen und auch bei den meisten Kleinschmetterlingen wird durch die auf den diesbezüglichen Figuren mit S bezeichnete chitinige Scheidewand deutlich ein proximales Porenfeld von einem distalen gesondert.

Bei den Heterocera zerfallen die beiden Porenfelder meistens wieder in je eine größere und eine kleinere Gruppe von Kuppeln. Die beiden größeren, in Textfig. 3 u. 5 mit *a* und *c* bezeichneten Gruppen sind meist langgestreckt, sie liegen mehr auf der hinteren Fläche der Kammern K_2 und K_3 und ihre hintersten Kuppeln sind dann wegen der Krümmung der Kammerwandungen nicht mehr nach oben, sondern nach hinten gerichtet, so daß man bei einer Aufsicht auf den Flügel von oben, diese Kuppeln im Profil und den Membranalkanal der ganzen Länge nach sieht.

Etwas nach vorn von dem proximalen Teile der Gruppe *a* finden wir die kleine Gruppe *b*, ihre Stellung zu *a* ersieht man aus den

Textfig. 3 u. 5, die Zahl der zu ihr gehörigen Kuppeln aus Tabelle II. Bei Microlepidopteren treten die beiden Gruppen infolge der hier zahlreicher und dichter stehenden Sinneskuppeln nicht immer deutlich gesondert hervor.

Dasselbe gilt für die kleine Gruppe *d* der distalen Gruppe. Letztere ist sehr deutlich bei Bombyciden, Noctuiden, Arctiiden ausgebildet, wo sie immer etwas vor und seitlich des distalen Teiles der Gruppe *c* liegt; das Nähere s. Textfig. 3 und Tabelle II. Bei Sphingiden und, wie es scheint, auch bei Hesperiden liegt die Gruppe *d* direkt seitlich neben *c*, wie es für *Sphinx conv.* in Textfig. 5 angegeben wurde; *c* und *d* sind hier nur durch eine schwache Chitinleiste gesondert.



Textfig. 5.

Subcostalgruppe des Vorderflügels von *Sphinx conv.* *II* und *III*, Kammer *II* und *III*; *a, b, c, d*, Komplex der Gruppen. ZEISS, Oc. 1, T. 145 A: LEITZ, Z. App.

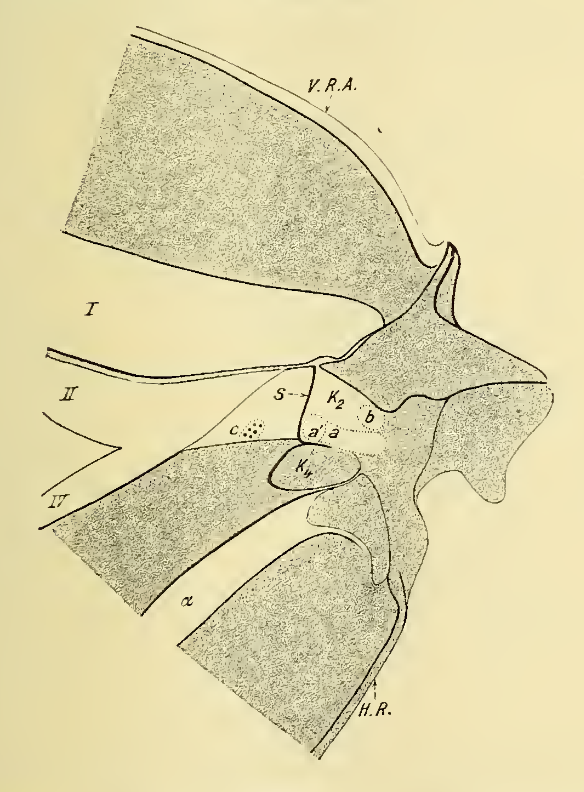
Es sollen jetzt einige Besonderheiten der Rhopalocera Besprechung finden. Bei diesen ist in der größeren proximalen, auf Kammer K_1 stehenden Gruppe überall deutlich eine größere längliche Gruppe *a*, welche nach der hinteren Wand der Kammer zu liegt, und eine mehr nach vorn zu über dem proximalen Teile der Gruppe *a* liegende, meist einen rundlichen Komplex einnehmende kleinere Gruppe *b* zu unterscheiden (s. Textfig. 6). Innerhalb der Gruppe *a* ist meistens noch eine dicht an der Scheidewand *S* stehende Untergruppe a_1 abzugrenzen.

Im ganzen haben wir also bei den Rhopalocera, in bezug auf Gruppe *a* und *b*, dasselbe Bild wie bei den meisten Heterocera.

Hinsichtlich der distalen, zur Kammer K_3 gehörenden Gruppe, treten jedoch Unterschiede zwischen den Rhopalocera und Heterocera auf. Wir finden bei den Rhopalocera in dem distalen Porenfelde keine größeren zusammenhängenden Gruppen, sondern kleinere

meist isolierte für einzelne Familien oder Gattungen charakteristische Gruppen.

Es sei dies zunächst an der Hand der Textfig. 6 für die Pieriden gezeigt. Proximalwärts von der Scheidewand S finden wir die vorhin erwähnten Gruppen a und b angedeutet.



Textfig. 6.

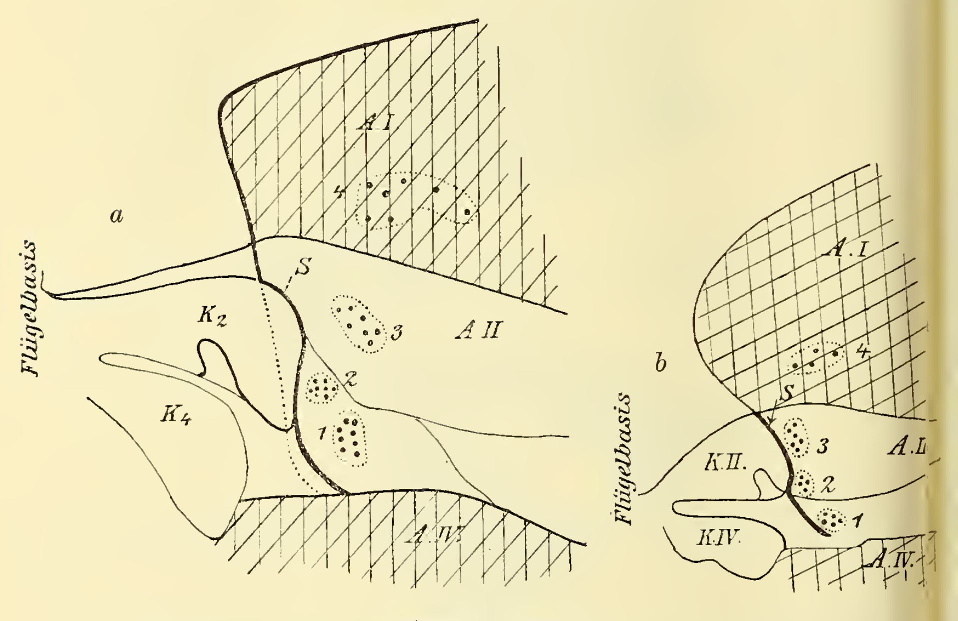
Subcostalgruppe des Vorderflügels von *Pieris rapae*. *V.R.A*, Vorderrandader; *H.R*, Hinterrand; K_2, K_4, Kammer 2 und 4; *S*, Chitinscheidewand. Gruppe *a* und *b* angedeutet; Gruppe *c* mit sechs Kuppeln. ZEISS, Oc. 1, T. 145 A; LEITZ, Z. App.

In einiger Entfernung distalwärts von derselben finden wir nun bei den Pieriden nur eine einzige kleinere Gruppe »*c*« von Sinneskuppeln; welche, wie ich bei *Euchloe card.* bemerkte, schon von der Abzweigung des Nerven *II* innerviert wird, welche später in Ader *IV* als Mediannerv weiter verläuft. Die Gruppe *c* fand ich nur bei den Pieriden so hervortretend, die Zahl der Kuppeln betrug:

bei *Pieris rapae* (s. Textfig. 6) 6,
bei *Pieris napi* . . . . 6—7,

bei *Pieris brassicae* . . . . . 7 (worunter 1 sehr klein),
bei *Euchloe card.* . . . . c. 7,
bei *Gonopteryx rh.* 6,
bei *Leptidia sinapis* . . . . . 4.

Wenn nun die ganze Familie der Pieriden[1] durch diese isolierte Gruppe charakterisiert würde, so müssen umfassendere Untersuchungen an vielen Exemplaren feststellen, ob etwa für die Species eine bestimmte Zahl von Kuppeln charakteristisch ist; bisher hatte ich selbst leider noch keine Zeit, dies zu prüfen. Es sei ein weiteres Beispiel charakteristischer Anordnung von Sinneskuppelgruppen bei den Satyriden erwähnt.

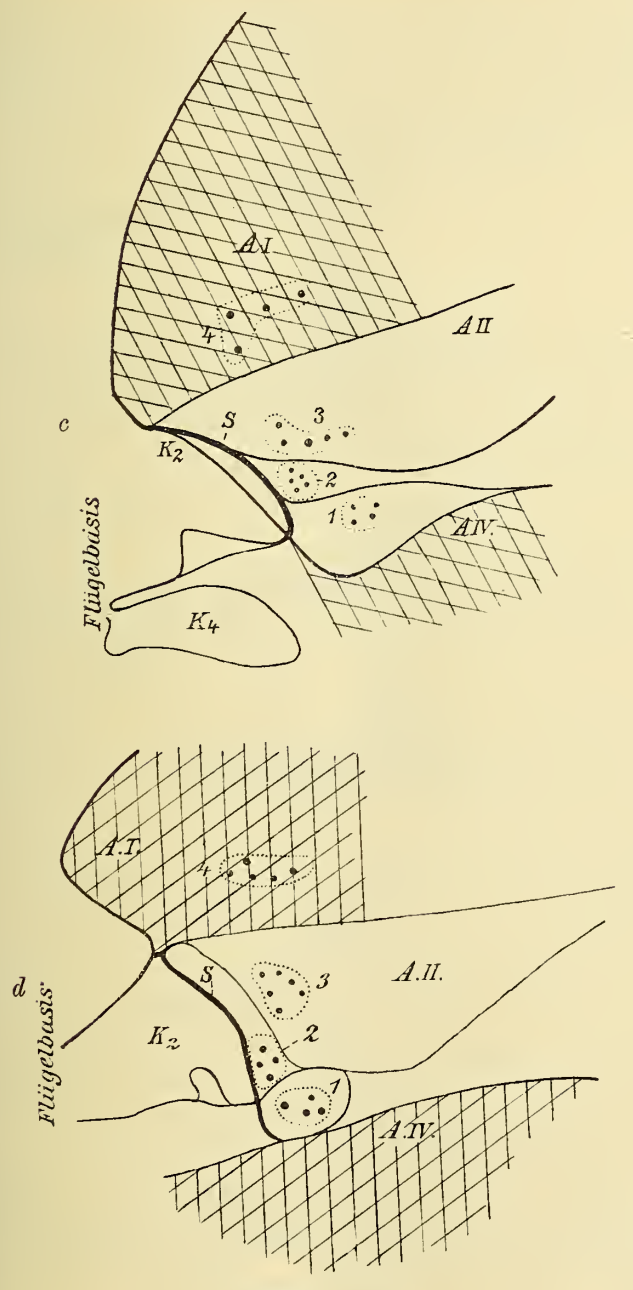


Textfig. 7 *a* und *b*.

Der distale Teil der Subcostalgruppe von zwei Satyriden. *a*, *Epinephele Jurtina*; *b*, *Coenonymphe pamph.* *S*, Chitinscheidewand; K_4 und K_2, Chitinkammern; *1—4*, Sinneskuppeln; *AI*, *AII*, *AIII*, *AIV*, Adern. ZEISS, Oc. 2, T. 145 A; LEITZ, Z. App.

In den Textfig. 7*a*—7*d* befindet sich zwischen den schraffierten Adern *aI* und *aIV* und rechts von der dick markierten Scheidenwand *S* das distale Sinneskuppelfeld der Subcostalgruppe von vier

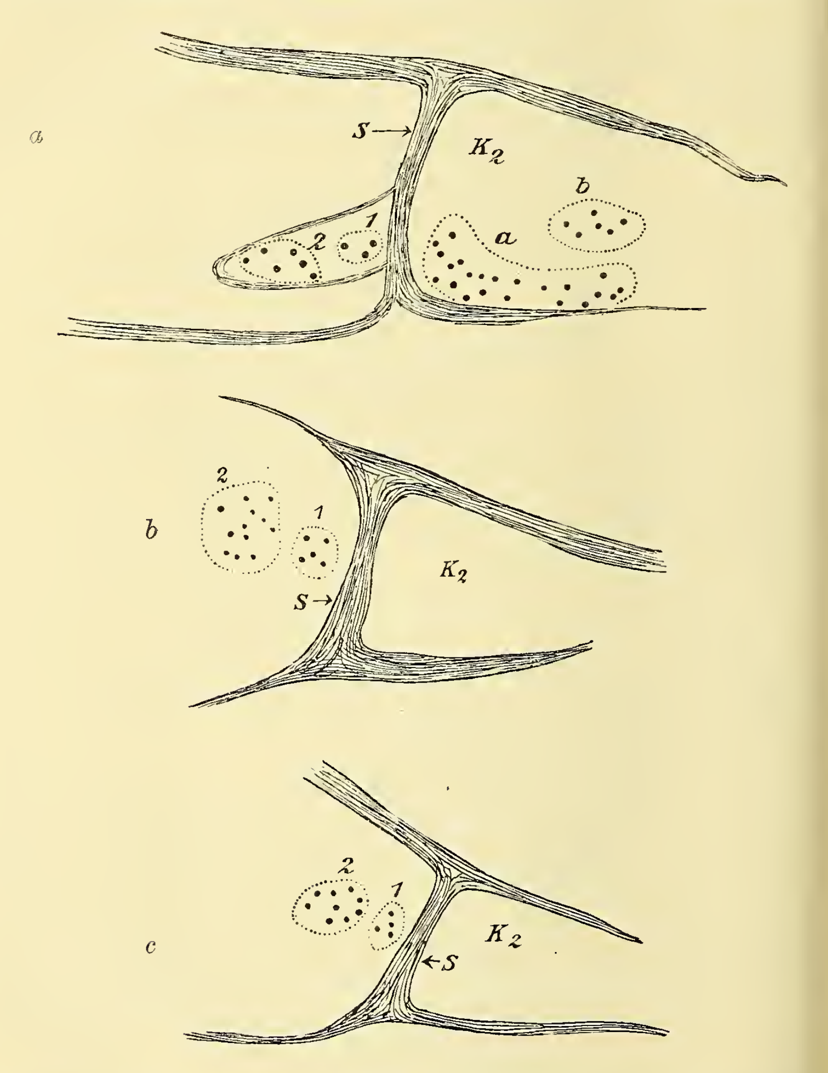
[1] Ich will hinzufügen, daß auch *Papilio machaon* (die Papilioniden stehen bekanntlich den Pieriden sehr nahe) nur eine distale Gruppe vorkommt, dieselbe besteht aber aus zahlreichen Kuppeln; auch ist dieselbe dicht an die Scheidewand *S* herangerückt.



Textfig. 7 *c* und *d*.

er distale Teil der Subcostalgruppe von zwei Satyriden. *c*, *Melanargia galatea*, *d*, *Aphantopus Hyper*. Buchstabenerklärung und Vergr. s. Textfig. 7 *a* und *b*.

Satyriden; die Textfig. 7*a* bezieht sich auf *Epineph. Jurt.*, 7*b* auf *Coenonymphe pamph.*, 7*c* auf *Melanargia galatea*, 7*d* auf *Aphantopus Hyperanthus*. Wir sehen hier nun überall von hinten nach vorn



Textfig. 8 *a*, *b*, *c*.

Distaler Teil der Subcostalgruppe des Vorderflügels. *a* von *Nemeobius lucina*, *b* von *Lycaena eros*, *c* von *Lycaena icarus*; *1*, *2*, die Untergruppen; *S*, Scheidewand; K_2, Kammer 2. ZEISS, Obj. C, Oc. 2, T. 145; LEITZ, Z. App.

(bzw. von unten nach oben) drei kleine Gruppen, 1, 2 und 3 bezeichnet, über einander, welche in ihrer Konfiguration für die

;atyriden charakteristisch zu sein scheinen. Des näheren beträgt die Zahl der Kuppeln bei:

	in Gruppe 1	in Gruppe 2	in Gruppe 3
Epinephele Jurtina	8	8	7
Aphantopus Hyp.	4	4	6
Coenonymphe pamph.	5	4	6
Melanargia galatea	4	5	5

Im Anschluß an diesen Befund in der Subcostalgruppe der Saty-iden sei auch gleich noch auf die Gruppe 4 (Textfig. 7*a*—*d*) hingewiesen, velche bei allen vier Formen an gleicher Stelle der Ader *I* vorkommt und welche in dieser Form ebenfalls für diese Familie charak-eristisch zu sein scheint; die Gruppe 4 wird natürlich von dem in der Costalader verlaufenden Costalnerven innerviert.

Es lassen sich auch für andre Gattungen und Familien charakte-istische Gruppen aufstellen, doch will ich aus Mangel an einigermaßen vollständigem Material davon absehen, weitere Beobachtungen hier-iber zu veröffentlichen. Ich möchte nur noch auf die Textfig. 8*a*—*c* 'erweisen.

Fig. 8*a* bezieht sich auf *Nemeobius lucina*, Fig. 8*b* auf *Lycaena eros*, Fig. 8*c* auf *Lycaena icarus*; in allen drei Abbildungen stehen nun distal von Kammer 2 und der Scheidewand *S* nur zwei kleine Gruppen (1 u. 2) iebeneinander und zwar steht 1 näher der Scheidewand. Hierin spricht ich also sehr deutlich wieder die Verwandtschaft der betreffenden Formen aus, besonders interessant ist, daß bei *Nemeobius lucina*, die a in der Zeichnung zunächst lebhaft an die Gattung *Argynnis* und Verwandte erinnert, die nahe Verwandtschaft zu den Lycaeniden ich auch in der Anordnung der Sinneskuppeln ausspricht!

Aus allen eben angeführten Beispielen geht hervor, daß die Sinnes-cuppelgruppen bezüglich ihrer Zahl und Gruppierung für die Rho-palocera systematisch verwertbar sind und es sollte mich reuen, wenn die Systematiker diesen Dingen in zweifelhaften Fällen Beachtung schenken würden. Es ist ja selbstverständlich, daß bei ler Bestimmung einer Species oder Gattung immer alle anatomischen Merkmale Berücksichtigung finden müssen; denn wiewohl bekanntlich gewisse Merkmale, wie z. B. das Flügelgeäder, von höchster systematischer Bedeutung sind, so darf dasselbe wegen vorkommender Konvergenz-rscheinungen doch nicht zur alleinigen Grundlage der Systematik lienen, sondern es müssen alle Momente berücksichtigt werden.

Tabelle II.

Zahl der Kuppeln in der **Subcostalgruppe** des Vorderflügels.

Species	Proximales Porenfeld Untergruppe *a*	Proximales Porenfeld Untergruppe *b*	Distales Porenfeld	
Euchloe card. ♀ . . .	etwa 29	9	7	
Gonopteryx rh. ♀ . . .	etwa 25	12	6	
Pieris napi	—	—	6—7	
Pieris brassicae	—	etwa 10	7	
Pieris rapae	—	etwa 10	6	
			Untergruppe *c*	Untergruppe *d*
Hesperia (spec.?) . . .	etwa 20	5	etwa 17	
Macroglossa stellt. . .	etwa 55	8	⟩60	etwa 17
Cerura vinula	etwa 80	etwa 9	etwa 60	22
Agrotis pron.	—	12	etwa 80	etwa 17
Trochilium (spec.?) . .	etwa 28		etwa 50	
Pterophorus pentad. . .	etwa 38	9	etwa 38	etwa 9
Hepialus hectus . . .	etwa 56		etwa 36	

Wir haben bisher die beiden großen Sinneskuppelgruppen an der Basis des Vorderflügels besprochen, die auf der Unterseite des Flügels gelegene Costal- und die auf der Oberseite gelegene Subcostalgruppe.

Wir wenden uns jetzt kurz der dritten, kleinsten und nicht einmal allen Schmetterlingen zukommenden Gruppe der Flügelbasis zu; dieselbe steht auf der Oberseite des Flügels an der Wurzel der β-Ader, in die ,wie im Kapitel I dargelegt wurde, ein Zweig des kleinen Nerven *III* tritt; wir wollen diese Gruppe kurz als β-Gruppe bezeichnen.

In seltenen Fällen stehen die Kuppeln hier so dicht, — daß wir streng genommen — von einer wirklichen Gruppe sprechen könnten; diesen Fall treffen wir nur bei einem Teil der Microlepidopteren, am deutlichsten fand ich ihn bisher bei *Pterophorus* (*pentadactylus*) ausgebildet, wo 17 Kuppeln dicht gedrängt beisammen stehen. Auch bei andern Microlepidopteren fand ich eine Anzahl dicht beieinander stehender Kuppeln, so bei *Chimabacche fag.* 12, bei *Hyponomeuta* (*pad.*?) 10 usw., hingegen fehlt bei *Zygaena* und *Hepialus* eine derartige Ansammlung von Sinneskuppeln vollständig, da diesen ja die β-Ader fehlt.

Innerhalb der Rhopalocera haben wir Familien, bei denen auf der β-Ader keine Spur von Sinneskuppeln festzustellen ist, hierher gehören die Pieriden (*Pieris*, *Gonopteryx*, *Euchloe*) und die Lycaeniden (*Lycaena*, *Nemeobius*); hingegen treffen wir die Kuppeln

iederum bei der Gattung *Papilio* und bei allen Nymphaliden und atyriden. Von den Nymphaliden untersuchte ich einige Vanessen, s wurden bei *Polygonia C-Album* 2, *Vanessa urticae* 3, *V. polychlorus* 3, *anessa Jo* 3, *V. atalanta* 3, *Vanessa antiopa* 4 Kuppeln gezählt.

Bei den übrig bleibenden großen Gruppen der Heterocera herrchen überall annähernd gleiche Verhältnisse, wie eine Durchmusterung er Tabelle III zeigt.

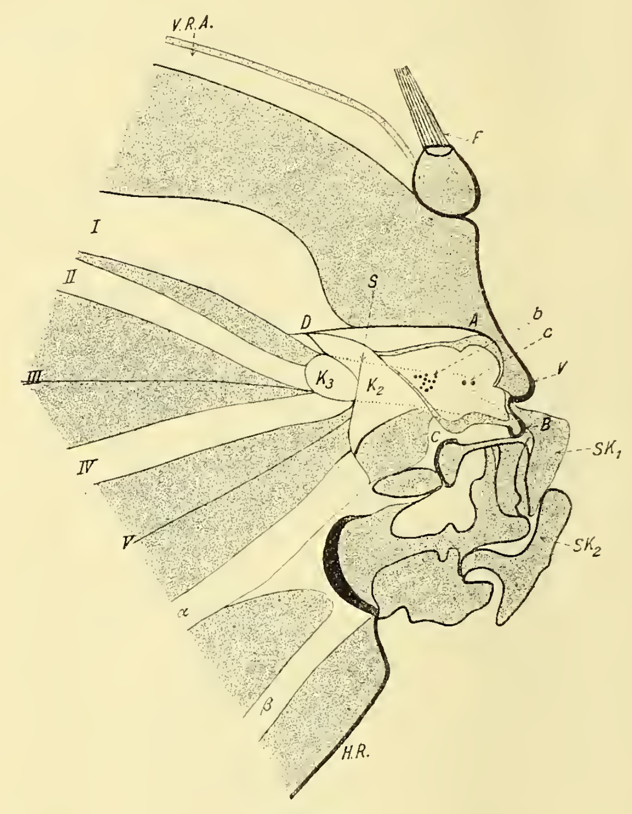
Tabelle III.

ahl der kuppelförmigen Sinnesorgane an der Basis der β-Ader des Vorderflügels.

hopalocera.	
Papilio Machaon	8
Pieris napi	0
Pieris rapae	0
Pieris brassicae	0
Leptidia sinapis	0
Gonopteryx rh.	0
Euchloe cardam.	0
Polygonia C-album	2
Vanessa Jo	3
Vanessa urticae	3
Vanessa antiopa	4
Vanessa atalanta	3
Aphantopus hyperarthus	4
Epinephele Jurtina	5
Nemeobius Lucina	0
Lycaena icarus	0
Lycaena eros	0
esperiden.	
Augiades comma	0
phingiden.	
Macroglossa stell.	3
Sphinx convolv.	10
otodontidae.	
Cerura furcula	8
Cerura vinula	9
Notodonta Trem.	10
Notodonta crataegi	12
Lophopteryx palpina	8
Lophopteryx camelina	13
Notodontidae.	
Pygaera anachoreta	10
Cnethocampa	9
Drymonia chaonia	9
Dasychira selenitica	9
Lymantriidae.	
Orgyia gonostigma	9
Noctuidae,	
Xylina lithoriza	8
Agrotis pronuba	8
Arctiidae.	
Calligenia rosea	6-8
Rhyparia purp.	8
Phragmatobia fulig.	6
Geometridae.	
Scoria lineata	9
Hibernia prog.	9
Acidalia nemoraria	13
Microlepidoptera.	
Anthroceridae.	
Zygaena filip.	0
Aegerid.	
Trochilium	0
Pterophorus pentadact.	17
Hyponomeuta	10
Chimabacche frag.	12
Hepiolidae.	
Hepialus hectus	0
Hepialus sylv.	0

Hervorgehoben sei noch, daß bei den Hesperiden, die ja auch chmerzenskinder der Systematiker sind, keine Kuppeln auf der β-Ader achzuweisen sind.

Was lernen wir aus den soeben angeführten, sich auf die β-Gruppe beziehenden Tatsachen? Doch wiederum das, daß sich die Verwandtschaft der Familien, Genera und Species auch im kleinsten zu erkennen gibt.



Textfig. 9.

Lage der Costalgruppe des Hinterflügels von *Rhyparia purp.* *ABCD* die Chitinfalte (= Costal platte), auf der die Gruppen *b* und *c* stehen; *V.* Vorsprung: Sk_1 und Sk_2, Skeletteile; *S*, Chitin scheidewand der Kammern K_2 und K_3; *V.R.A*, Vorderrandader; *H.R*, Hinterrand; *F*, Frenulum ZEISS, Oc. 1, Tb. 0, Obj. AA; LEITZ kl. Z. App.

β. Die Sinneskuppeln an der Basis der Hinterflügel.

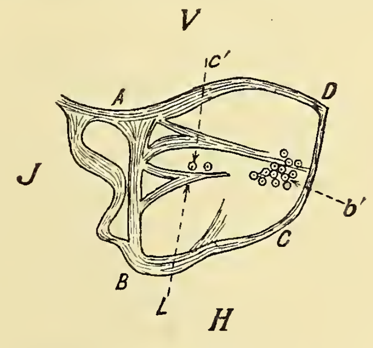
Am Hinterflügel finden wir ebenfalls in der Regel eine auf de Unterseite des Flügels stehende »Costal«- und eine auf der Oberseit stehende »Subcostalgruppe«. Es besteht aber gegenüber den Verhält nissen am Vorderflügel der Unterschied, daß die erstere am Hinter flügel ganz erheblich schwächer als dort entwickelt ist während die Subcostalgruppe am Hinterflügel noch er heblich stärker als am Vorderflügel ausgebildet erschein

)ie kleine vom Nerven *III* innervierte β-Gruppe des Vorderflügels ermissen wir am Hinterflügel gänzlich.

Wir wollen nach diesen allgemeinen Bemerkungen nun gleich zum ;esonderen übergehen und zunächst die Costalgruppe besprechen. ın der Hand der Textfig. 9, welche sich auf die Arctiide *Rhyparia urp.* bezieht, sei ihre Lage kurz gekennzeichnet.

An das Chitin des Vorsprunges *V* der Flügelbasis schließt sich as Chitin einer unregelmäßig viereckigen Chitinfalte *ABCD* (Costal-latte des Vorderflügels) an, welche mit den Strecken *A D* und *A B* ıehr in der Mittelebene der Flügels liegt, während der übrige Teil ich darüber erhebt. Die Seite *C D* überkreuzt dabei unter einem Vinkel von etwa 40° die annähernd parallelen Wandungen der tiefer egenden Kammer K_2 (diese ist punktiert angedeutet), welche wie ie homologe Kammer K_2 des Vorderflügels die Hauptmasse der inneszellen der Subcostalgruppe birgt. Etwa auf der Mitte von *1BCD* liegen nun die beiden zur Costalgruppe gehörenden Gruppen *b'* ınd *c'*, und zwar liegt *b'* nahe der Überkreuzung von *CD* mit der orderen Kante der Kammer *II*, Gruppe *c'* liegt etwas proximalwärts lavon.

Während die Umgebung der beiden Gruppen *b'* und *c'* für den esprochenen Fall (*Rhyparia purp.*) nichts besonderes aufweist und lasselbe Verhalten bei vielen Hetero-era stattfindet, treffen wir bei den Rhopalocera charakteristische Chi-inleisten und Vertiefungen in deren Jmgebung. Textfig. 10 zeigt die Costalgruppe von *Pieris napi.* Wir ıaben wiederum ein unregelmäßig viereckiges Stück *ABCD*, auf wel-hem die Gruppe *c'* bei Pieriden tets dicht an der Leiste *L* steht. Fast bei allen Rhopaloceren konnten lie homologen, wenn auch vielfach nodificierten Leisten und Vertiefun-gen wiedergefunden werden, wie sie auf Textfig. 10 zum Ausdruck kommen.



Textfig. 10.

Costalgruppe des Hinterflügels von *Pieris napi. ABCD*, das Chitinfeld; *b'* u. *c'*, die daraufstehenden Gruppen; *V*, vorn; *H*, hinten; *J*, innen; *L*, Chitinleiste. ZEISS, Oc. 2, T. 145, Obj. A; LEITZ, Z. App.

Während die Gruppe *b'* meistens ıuf ebener Fläche steht, stehen die beiden großen Kuppeln der Gruppe *c'* oft auf kleinen Erhebungen, (z. B. bei *Melanargia galat.*, *Coenonymphe pamph.*).

In der Costalgruppe des Hinterflügels sind, wie gesagt, in der Regel eine Gruppe *b′* und eine Gruppe *c′* zu unterscheiden.

In der größeren Gruppe *b′* fand ich, wie eine Durchmusterung der Tabelle IV lehrt, 6—16 Kuppeln, meistens sind es deren 9—13; in der Zahl der Kuppeln bestehen gar keine Unterschiede innerhalb der verschiedensten Gattungen; beispielsweise wurden bei *Pieris brassicae* für die Gruppe *b′* 13, bei *Bombyx neustria* 12, bei *Rhyparia purp.* 11, bei *Scoria lineata* (Geometride) 10, *Pterophorus pentadactylus* 12 Kuppeln festgestellt.

Außer der Gruppe *b′* konnte in den meisten Fällen (Ausnahmen *Hepialus*, *Zygaena*, *Cossus* etw.) noch die aus zwei größeren Kuppeln bestehende Gruppe *c′* nachgewiesen werden. In den Fällen, wo dies nicht sogleich gelingt, liegt das meistens daran, daß die Gruppe *c′* durch Chitinbildungen verdeckt wird, die durch stärkere Pigmentierung noch störender wirken können. In einigen Fällen rückt Gruppe *c′* sehr nahe an *b′* heran (z. B. bei *Cerura vinula*), so daß man dann eigentlich nur noch von einer Gruppe sprechen kann.

Mit Bezug auf die früher dargelegten Verhältnisse der Costalgruppe am Vorderflügel will ich darauf hinweisen, daß wir die in dieser in der Regel gefundenen Gruppe *c* unbedenklich der Gruppe *c′* am Hinterflügel homolog setzen dürfen; beide Gruppen bestehen aus nur zwei Kuppeln, werden von denselben Nerven innerviert und haben die gleiche Lage.

Auch die beiden Gruppen *b* und *b′* sind wohl homolog zu setzen, da sie ebenfalls in der Zahl der Kuppeln nicht erheblich voneinander abweichen (s. Tab. I u. IV), da sie die gleiche Lage besitzen und von dem homologen Nerven innerviert werden (*NI* und *NI′*).

Wenn wir so ohne Schwierigkeit die Gruppen *b* und *b′* einerseits, *c* und *c′* anderseits einander homolog setzen können, so geraten wir in um so größerer Verlegenheit, wenn wir die sehr große Gruppe der Costalgruppe des Vorderflügels auf dem Hinterflügel suchen; es ist, wenn man sich auf die großen und im System feststehenden Familien beschränkt, nirgends eine Spur davon zu finden.

Einige Aussicht auf ein Verständnis dieser Dinge wird uns, glaub ich, durch die von der Norm abweichenden Verhältnisse b *Hepialus* geboten. Gemäß der bei dieser Gattung herrschenden an nähernden Gleichmäßigkeit in der Form und dem Bau, insbesonde in dem Geäder bei Vorder- und Hinterflügel, finden wir hier auf d Unterseite des Hinterflügels die gleiche aus etwa 72 Ku peln bestehende Costalgruppe, wie wir sie am Vorderflüg

der gleichen Gattung fanden; in beiden Gruppen ist von einer Ordnung der Kuppeln in Gruppen nichts zu bemerken.

Es ist in der Tat sehr überraschend, wenn man die Mehrzahl der größeren Schmetterlingsfamilien auf die Sinneskuppeln der Flügelbasis hin durchgemustert hat, wenn man dabei die erwähnten charakteristischen Gruppen immer wiederkehren fand, und man kommt dann zur Gattung *Hepialus* und findet hier nichts von einer Ordnung der Kuppeln in Gruppen und außerdem in der Costalgruppe des Hinterflügels genau dieselben Verhältnisse wie am Vorderflügel.

Tabelle IV.

Die Costalgruppe der Hinterflügel.

	Zahl der Kuppeln Gruppe *b*	Zahl der Kuppeln Gruppe *c*
Papilio mach.	etwa 12	2
Euchloe card.	9	2
Pieris brassicae	13	2
Pieris napi	etwa 14	2
Pieris rapae	13	2
Vanessa Jo	9	2
Vanessa urticae	9—10	2
Vanessa atalanta	8	2
Coenonymphe pamph.	6	2
Melanargia gal.	11	2
Augiades	7	2
Cerura vinula	16	2
Bombyx neustria	12	2
Agrotis plecta	12	2
Scoria lineata	10	2
Acidalia nem.	12	2
Rhyparia purp.	11	2
Hyponomeuta pad.	9	2
Zygaena filip.	11	
Pterophorus pentadact.	etwa 11	2
Trochilium (spec.?)	etwa 10	2
Hepialus hect.	72!!!	

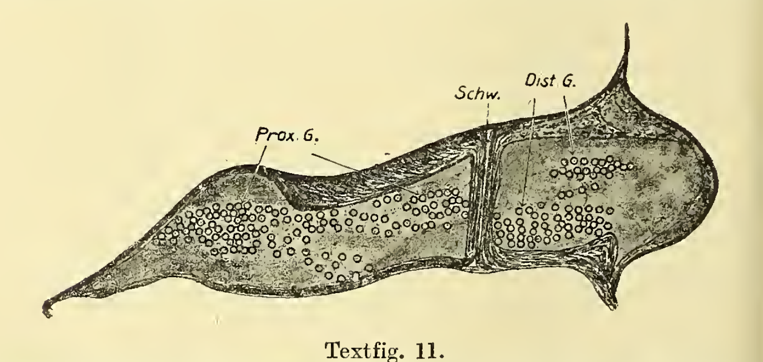
Mein Urteil über diese Dinge geht nun dahin, daß die annähernd gleiche Verbreitung der Sinneskuppeln auf beiden Flügeln der in vielen anatomischen Merkmalen primitiven Gattung *Hepialus* mit der ursprünglichen morphologischen und funktionellen Gleichwertigkeit der Flügel zusammen-

hängt (wie wir sie am deutlichsten vielleicht bei Libellen usw. finden). Bei höher organisierten Formen scheint dann Hand in Hand mit der morphologischen Differenzierung eine Arbeitsteilung zwischen beiden Flügeln eingetreten zu sein. Diese Arbeitsteilung hat in den verschiedenen Insektenordnungen einen verschiedenen Grad der Vervollkommenheit erreicht, bei Dipteren führte sie zur Ausbildung der Schwinger, bei Strepsipteren zur Umbildung der Vorderflügel. Bei Lepidopteren finden wir in der Gattung *Hepialus* Formen mit morphologisch und funktionell annähernd gleichwertigen Flügeln, während bei höheren Formen offenbar eine Differenzierung in der Gestalt und, wie wir außer aus der verschiedenen Form auch aus der ungleichen Verteilung der Sinnesorgane schließen müssen, auch in der Funktion der Flügel stattgefunden hat (s. Tabelle IV, S. 113).

Wir kommen zur größten Sinneskuppelgruppe, welche wir überhaupt auf den Flügeln der Lepidopteren finden, zur Subcostalgruppe der Hinterflügel.

Es sei zunächst die Lage derselben mit Hilfe der Fig. 4, Taf. VII und Textfig. 9 geschildert, welche sich wiederum auf *Rhyparia purp.* beziehen; wir finden hier Verhältnisse, wie sie bei allen Heterocera — bis auf die ganz abweichenden Formen — vorkommen.

Wie am Vorderflügel finden wir auch am Hinterflügel zwei durch eine unvollkommene Scheidewand (S) getrennte Kammern K'_2 und K'



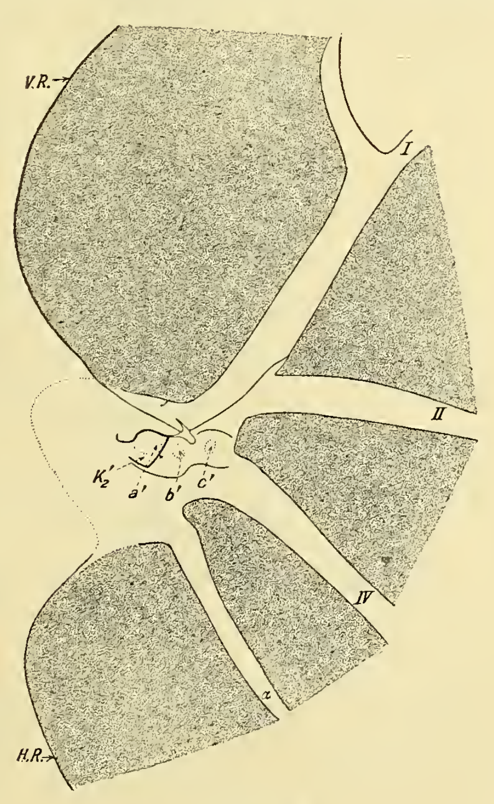
Textfig. 11.

Die Sinneskuppelngruppe an der Basis der Subcostalader des Hinterflügels von *Cerura vi[n]a* (gr. Hermelin). *Prox.G*, proximale, *Dist.G*, distale Gruppe; *Schw*, chitinige Scheidewand. Zeiss, Oc. 2, T. 0, Obj. A; LEITZ, Z. App. Etwas schematisiert.

jedoch ist die Kammer K'_2 relativ länger als die entsprechende Kammer des Vorderflügels; sie liegt ganz nahe der Flügelbasis, während am Vorderflügel, zwischen K_2 und Flügelbasis noch die große Kammer

K_1 eingeschaltet war. (Unsre Kammer K'_2 des Hinterflügels entspricht wahrscheinlich Kammer K_1 + Kammer K_2 des Vorderflügels.) Die Länge der Kammer K'_2 betrug für *Rhyparia purp.* 0,75 mm (am Vorderflügel nur 0,45 mm), die der Kammer K'_3 etwa 0,33 mm, der mittlere Durchmesser etwa 0,25 mm.

Das Lumen der Kammer K'_2 und K'_3 ist von der großen Trachee *Tr'II*, dem Nerven *N'II* und den Sinnerzellen der Subcostalgruppe nebst ihren Hüllzellen sowie von Blutkörperchen und Fettzellen fast ganz ausgefüllt. Auf der Oberseite der Kammern K'_2 und K'_3 stehen nun die Sinneskuppeln, deren Zahl aus der Tabelle V ersichtlich ist; die Hauptmasse derselben steht auf der Kammer K'_2 und zwar stehen sie hier nach der Basis zu am dichtesten. Textfig. 11 stellt die Subcostalgruppe des Hinterflügels von *Cerura vinula* (Großer Hermelin) dar und gibt eine Anschauung von der typischen Ausbildung dieser Gruppe bei den meisten Heterocera. Wir unterscheiden die große, bei weitem die meisten Sinneskuppeln enthaltende proximale Gruppe (proximal von der Scheidewand *S*) von der kleineren distalen Gruppe.



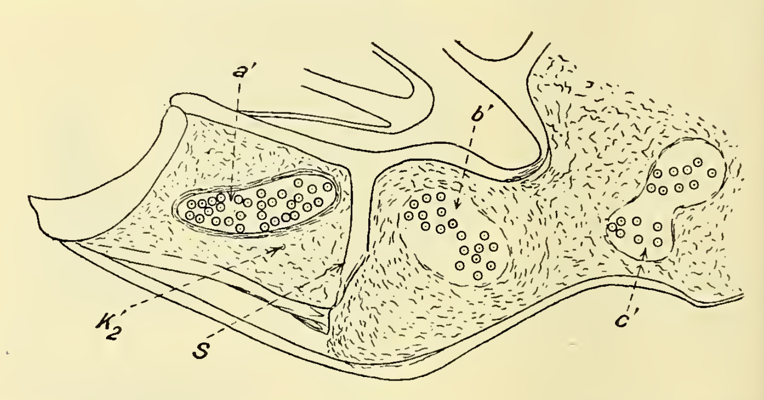
Textfig. 12.

Übersicht über die Hinterflügelbasis von *Pieris rapae*. K'_2, Kammer 2; *S*, chitinige Scheidewand; *a'*, *b'*, *c'*, die drei Gruppen der Subcostalgruppe: *V.R*, Vorderrand; *H.R*, Hinterrand. ZEISS, Oc. 1, Tb. 0, Obj. AA; LEITZ, Z. App.

Letztere zerfällt wie am Vorderflügel in zwei Untergruppen, eine größere, mehr nach dem Hinterrand zu stehende Gruppe *c'* und eine kleinere längliche Gruppe *d'*, welche etwas schräg und nach vorn von dem distalen Teil der Gruppe *c'* liegt.

Bei den Rhopaloceren finden wir sehr viel weniger Kuppeln in der Subcostalgruppe als bei den Heterocera (s. Tab. V), auch ist die Gruppierung bei jenen etwas anders als bei diesen.

Ein Vergleich von Formen aus verschiedenen Familien der Rhopalocera lehrt, daß bei diesen im allgemeinen drei Gruppen *a'*, *b'* und *c'* vorkommen (s. Textfig. 12 u. 13), von denen Gruppe *a'* proximalwärts von der Scheidewand *S* steht. Die Gruppe *a'* steht wohl immer auf einer länglichen, scharf begrenzten, meistens helleren Chitinplatte; die Kuppeln stehen hier sehr dicht.



Textfig. 13.

Die Subcostalgruppe der Hinterflügelbasis von *Pieris rapae*. Bezeichnung wie Textfig. 12. ZEISS, Oc. 1, T. 145, Obj. C; LEITZ, Z. App.

In den Gruppen *b'* und *c'* stehen die Kuppeln meist etwas weiter von einander entfernt; bisweilen kann man Untergruppen in Gruppe *b'* oder *c'* unterscheiden.

Für die Systematik scheinen die Sinneskuppelgruppen der Hinterflügelbasis weniger gut verwendbar zu sein als die des Vorderflügels.

Aus Tabelle V folgt, was schon angedeutet wurde, daß bei der Rhopalocera im allgemeinen weniger Kuppeln in der Subcostalgruppe des Hinterflügels stehen als bei den Heterocera. Auffallend ist ferner die große Zahl des Sinneskuppeln bei den Microlepidopteren.

Bei *Hepialus hectus* finden wir in der Subcostalgruppe des Hinterflügels dieselbe Anordnung der Kuppeln wie am Vorderflügel, jedoch sind die Kuppeln am Hinterflügel etwas zahlreicher, und so finden wir hier schon die Anfänge zu der bei den Heterocera so stark entwickelten Subcostalgruppe des Hinterflügels. Ich stelle mir vor, daß die Ausbildung derselben sich auf Kosten der Costalgruppe vollzogen hat und zwar auf Kosten des Teiles derselben, den wir am Vorderflügel

als Gruppe *a* bezeichneten und den wir in der Costalgruppe des Hinterflügels überall vollständig vermißten. Leider besitzen wir keine Übergangsformen, welche die Hepialiden mit den übrigen Lepidopteren verbinden; wir können deshalb unsre Annahme vorläufig noch nicht durch Tatsachen stützen.

Tabelle V.

Zahl der Sinneskuppeln in der Subcostalgruppe der Hinterflügel.

Rhopalocera	Proximales Kuppelfeld	Distales Kuppelfeld	
	Gruppe *a'*	Gruppe *b'*	Gruppe *c'*
Euchloe card. ♂	—	16	9
Pieris napi	etwa 36	19	12
Pieris rapae	etwa 40	etwa 19	etwa 15
Pieris brassicae	etwa 45	etwa 22	15
Leptidia sinapis	etwa 34	11	12
Gonopteryx rh.	— *	14	11
Melanargia gal.	etwa 17	etwa 17	etwa 10

* Der Strich — bedeutet, daß die betreffende Gruppe nicht untersucht wurde.

Heterocera	Proximales Kuppelfeld	Distales Kuppelfeld	
		Gruppe *c'*	Gruppe *d'*
Cerura vinula	etwa 160	etwa 50	etwa 22
Rhyparia purp.	etwa 190	etwa 40	12
Scoria lineata	etwa 100	etwa 25	etwa 14
Hyponomeuta (*pad.*?)	etwa 250 (Scheidewand nicht vorhanden)		
Pterophorus pentad.	etwa 200		
Hepialus hectus	etwa 145 (keine Scheidewand)		

2. Verbreitung der Sinneskuppeln am Flügelrande (Randkuppeln).

Die Sinneskuppeln am Flügelrande hat H. H. Freiling zuerst beschrieben (1909). K. Guenther, welcher nur mit sehr feinen Schnitten arbeitete, da es ihm vorwiegend auf die Nervenendigungen, weniger auf die Verbreitung der Sinnesorgane, ankam, sind sie offenbar entgangen. Da ich mich zunächst nur auf Totalpräparate — gefärbte und ungefärbte — beschränkte, so fand ich sie alsbald, unabhängig von Freiling. Entfernt man die Schuppen auf der Oberseite und Unterseite eines Schmetterlingsflügels sorgfältig, so bemerkt man auf letzterer auf fast allen Adern, kurz bevor dieselben den Flügelrand erreichen, zwei Sinneskuppeln, in der Regel dicht hintereinander, selten nebeneinander stehen. Da ich diese beiden Kuppeln, welche ich schon

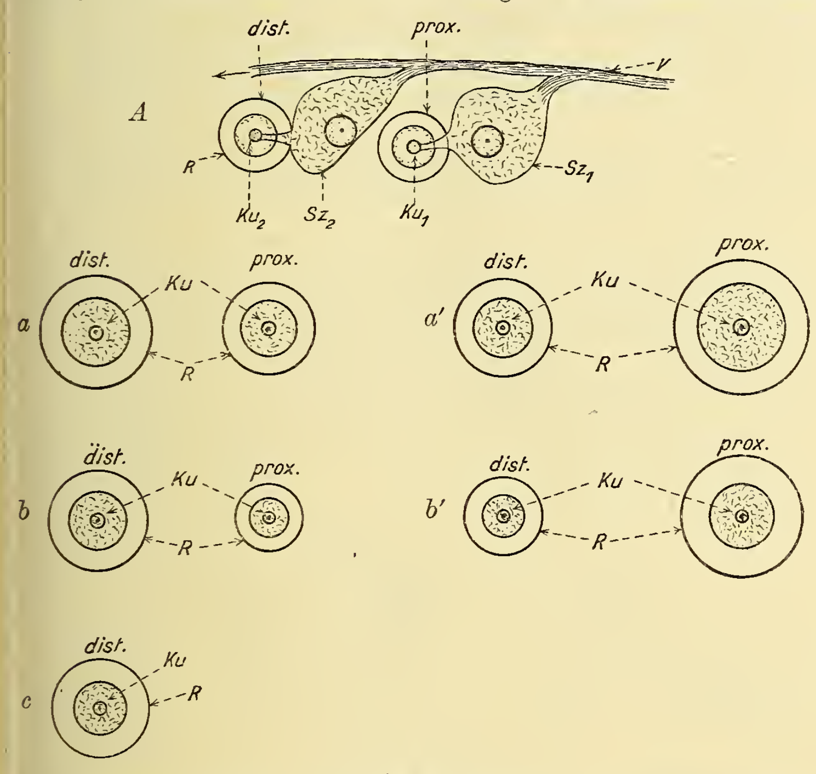
im Kapitel über den Bau der Sinneskuppeln »Randkuppeln« benannt habe, bei den wenigen, aber aus ganz verschiedenen Familien stammenden Formen, die ich zunächst untersuchte, immer wieder fand, so beschloß ich zuerst einmal festzustellen, ob dieselben allgemein bei den Schmetterlingen verbreitet sind, zumal wie ich nach späterer Kenntnisnahme der Arbeit Freilings bemerkte, dieser Autor nichts Bestimmtes darüber aussagt, auf welche Formen er seine Untersuchung ausdehnte.

Die angestellte Forschung ergab, daß die Randkuppeln in der Tat bei allen größeren Schmetterlingsfamilien vorkommen (s. das am Schluß dieses Kapitels mitgeteilte Verzeichnis der untersuchten Formen), wir vermissen sie selbst bei so abweichenden Gattungen wie *Hepialus* und *Zygaena* nicht, ein um so merkwürdigerer Befund, als wir wohl im allgemeinen leicht geneigt sind, den Schmetterlingen wegen ihrer außerordentlichen Mannigfaltigkeit in Färbung und Zeichnung der Flügel und auch wegen andrer Dinge eine große Neigung zum Variieren zuzusprechen. Es zeigt sich hier jedoch im Vorkommen der Randkuppeln eine große, sich über alle Schmetterlingsfamilien erstreckende Stetigkeit. Ihre so allgemeine Verbreitung bei Schmetterlingen und insbesondere ihr Vorkommen bei so primitiven Formen wie *Hepialus* und *Zygaena* beweisen, daß die Randkuppeln sehr alte Einrichtungen sind. . . . In andern Insektenordnungen habe ich bisher noch keine Randkuppeln finden können, doch sind meine diesbezüglichen Untersuchungen noch unvollständig; mein Hauptaugenmerk werde ich in dieser Hinsicht den Neuropteren zuwenden, von denen einige Gattungen bekanntlich nahe Beziehungen zu den Lepidopteren offenbaren.

Was die Zahl der Randkuppeln anbetrifft, so haben wir »zwei« als charakteristisch gefunden. Aber nicht immer sind es deren zwei; es fällt nach Durchmusterung einer Anzahl Präparate aus verschiedenen Familien auf, daß die beiden zusammen gehörenden Randkuppeln, welche ursprünglich wohl auch gleich groß waren (s. Textfig. 15), nicht immer gleich groß sind.

Bisweilen ist die proximale, in den meisten Fällen jedoch die distale Kuppel die größere. Letzteres ist besonders häufig bei den Rhopalocera der Fall, bei welchen die proximale Kuppel oft sehr viel kleiner ist als die distale; bei *Lycaena icarus* (Textfig. 15*b*) fand ich z. B. einmal für den Durchmesser der distalen Kuppel 11 μ, für den der proximalen 7 μ und Ähnliches kehrt oft wieder; auch die zur proximalen Kuppel gehörige Sinneszelle erscheint dann reduziert und

ist in vielen Fällen überhaupt nicht mehr nachzuweisen, wohingegen die distale Sinneszelle dann umso ansehnlicher ist. So kann es uns nicht überraschen, wenn wir bei manchen Rhopaloceren, z. B. bei *Leptidia sinapis* und *Vanessa Jo* bald zwei, bald nur eine Randkuppel finden, wir müssen nach dem oben Gesagten in letzterem Fall dann



Textfig. 15 *a*—*c*.

Größenverhältnisse der distalen und der proximalen Randkuppeln. In Fig. *A* (*Chimabacche fag.*) sind die beiden Kuppeln gleich groß. In Fig. *a* und *b* ist die proximale Kuppel kleiner, in *c* ist dieselbe ganz verschwunden. In *a'* und *b'* ist die proximale Kuppel größer. Fig. *a* betrifft *Gonopteryx rh.*; *b*, *Lycaena icarus*; *c*, *Euchloe card.*; *a'*, *Xylina* (*lithorhiza*?); *b'*, *Rhyparia purp.*; *dist*, distal; *prox*, proximal; *Sz*, Sinneszelle; *R*, Chitinringwall; *Ku*, Kuppel. Für alle Figuren Zeiss, Oc. 2, T. 0, homog. Imm. 1/12; Leitz, Z. App.

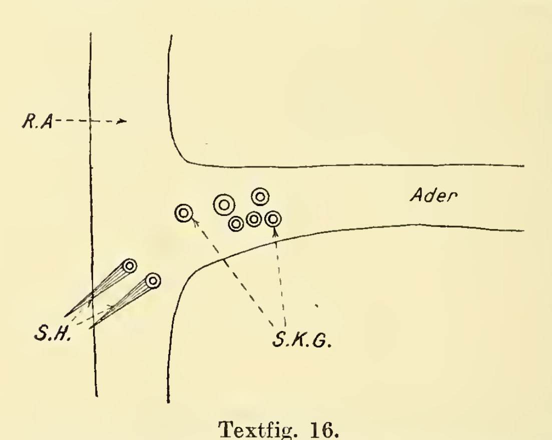
eine gänzliche Reduktion der proximalen Kuppel annehmen. Bei *Euchloe cardam.* ♂ und ♀ und *Papilio mach.* sehen wir schließlich den Fall verwirklicht, daß an den Enden aller Adern stets nur eine Randkuppel steht. Damit sind die Fälle mit nur einer Randkuppel sicherlich nicht erschöpft, sondern es werden sich bei weiterem Studium noch manche andre anschließen lassen. Für Systematiker, welche größere Sammlungen von Schmetterlingsflügelpräparaten zwecks Stu-

diums des Geäders besitzen, wäre es ein Leichtes hier vervollständigend einzugreifen.

In den großen Familien des alten Systems, nämlich bei den Sphingiden, Bombyciden, Noctuiden und Geometriden fand ich bisher ausnahmslos zwei Randkuppeln, von welchen bei Arctiiden und Noctuiden die proximale bisweilen etwas größer als die distale ist (vgl. Textfig. 15*a'* u. *b'*), ein Verhalten, das ich bei Rhopaloceren nie feststellen konnte, hier war immer die distale Kuppel die größere.

Bei den Microlepidopteren sind zwar auch zwei Randkuppeln die Regel, es kommen hin und wieder aber auch mal drei oder vier oder auch nur eine vor.

Merkwürdig ist, daß bei *Cossus ligniperdus*, also bei einer Gattung, welche hinsichtlich des »Geäders, des Nervensystems, des Vorderdarmes und des Genitalapparates als primitiv« (zitiert nach Spuler) gilt, an den Enden der Adern in der Regel mehrere Kuppeln — bis 6, in der Regel 3—4 — stehen. Den Systematiker und vergleichenden Anatomen wird gewiß dieser Befund befriedigen, der zeigt, daß die Sonderstellung, welche *Cossus* einnimmt, sich auch in so kleinen Gebilden wie den Randkuppeln zu erkennen gibt. Auch hier bedarf es vereinter Kräfte um eine Übersicht über diese Dinge zu bekommen.



Textfig. 16.

Randkuppeln einer Ader von *Cossus ligniperdus*. *R.A*, Randader; *SH*, Sinneshärchen; *S.K.G*, Sinneskuppelgruppe.

Die im vorigen dargelegten Variationen in der Größe und der Zahl der Randkuppeln wurden in den Textfig. 15 zur Anschauung gebracht, auf welche hier nochmals verwiesen wird.

Anhangsweise seien noch kurz die Adern erwähnt, auf denen die Randkuppeln meistens fehlen. Es ist dies besonders bei den Adern des Faltenteils der Hinterflügel der Microlepidopteren der Fall, als bei den Adern α, β und γ, von welchen sie den beiden letzten regelmäßig zu fehlen scheinen, während sie bei α bald fehlen, bald vorkommen. Es wurde schon im Kapitel über die Nervenverzweigung darauf

hingewiesen, daß die in die Adern β und γ eintretenden Nerven meistens das Ende derselben nicht erreichen.

Anm. Der Vollständigkeit halber seien eine Anzahl Gattungen und Arten namhaft gemacht, bei denen Randkuppeln festgestellt wurden:

Papilio mach., Pieris rapae, P. napi, P. brassicae. Leptidia sinapis; Euchloe card.; Gonopteryx rh.; Vanessa Jo, V. urticae; Coenonymphe pamph., Melanargia galat.; Lycaena eros, L. icarus; Nemeobius lucina.

Sphinx conv.; Macroglossa stellat.; Cerura vin., Xylina, Agrotis pron.; Rhyparia purp. — Hematurga atom., Cheimatobia brum., Hibernia def., Larentia bil.; Boarmia; Acidalia.

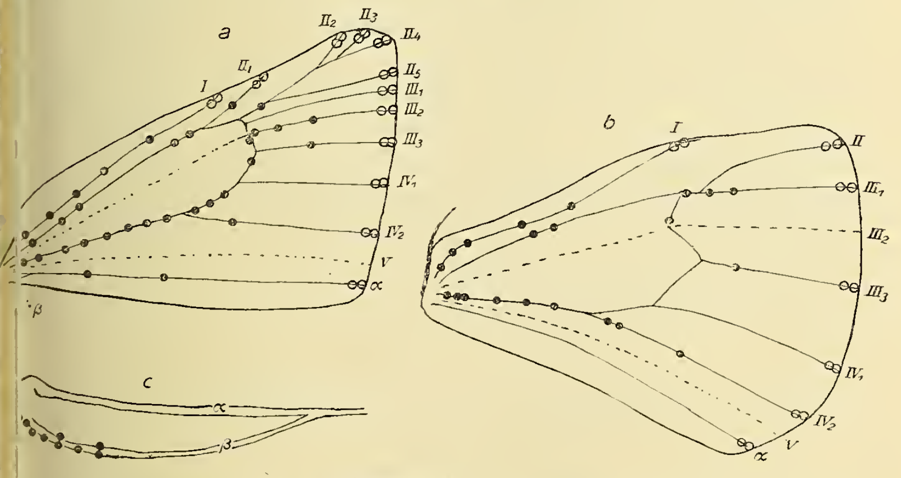
Trochilium; Zygaena filip.; Cossus lignip.

Chimabacche fag.; Hyponomeuta; Pterophorus pentadact.; Hepialus hectus; H. sylvinus.

Aus dieser Zusammenstellung geht die allgemeine Verbreitung der Randkuppeln bei den Lepidopteren wohl zur Genüge hervor.

3. Die Sinneskuppeln zwischen Flügelbasis und Flügelrand.

Über die Verbreitung der Sinneskuppeln in diesem Gebiet finden wir in der Literatur nur ganz unbestimmte Angaben von Guenther und Freiling; Guenther sagt nur, daß die Sinneskuppeln auf den Adern zerstreut vorkommen. Freiling berichtet, daß die Kuppeln



Textfig. 14 *a—c.*

a, Vorder-, *b*, Hinterflügel von *Scoria lineata* (Spanner). .•.. Sinneskuppeln der Ober-, °₀°, solche der Unterseite des Flügels; *c*, Wurzelschlinge von α und β stärker als in *a* vergrößert. *a* und *b* freihändig in etwa 3facher lin. Vergrößerung dargestellt. Die Sinneskuppeln wurden übertrieben groß dargestellt.

in diesem Gebiet auf der Oberseite des Flügels stehen, was auch ich bestätigen kann.

Um über die Verbreitung der Sinneskuppeln auf den Adern in's Klare zu kommen, war es notwendig, von dem Aderverlauf Zeichnungen anzufertigen und in diese die mit mittlerer Vergrößerung festgestellten Sinneskuppeln einzutragen. Es ist das freilich eine mühsame und zeitraubende Arbeit, aber man erhält so doch ein annähernd vollständiges Bild von den wirklichen Verhältnissen. — Leider bleibt es aber nur annähernd vollständig, da es trotz sorgfältigen mehrfachen Absuchens vorkommen kann, daß eine Kuppel übersehen wird, wenn sie ungünstig steht.

Das Ergebnis meiner Untersuchungen zeigt Textfig. 14*a* bis *c* und Fig. 21*a* u. 22 (außer den hier abgebildeten Formen habe ich auch Vertreter der Rhopalocera untersucht, die ganz ähnliche Verhältnisse wie die abgebildeten darbieten). Danach stehen die Sinneskuppeln auf den Adern nach der Basis zu dichter, von der Mitte nach dem Rande zu stehen sie spärlich, bis dann die »Randkuppeln« an den Endigungen der Adern nahe am Flügelrande den Abschluß bilden. (Die Randkuppeln stehen, wie aus dem früher Gesagten erinnerlich sein dürfte, auf der Unterseite des Flügels.)

Schließlich habe ich mich noch der Frage zugewandt, ob die Sinneskuppeln auf den Adern bei derselben Spezies konstant sind, worüber man natürlich nichts voraussagen konnte; die Tatsache, daß aber die Randkuppeln und kleine Gruppen an der Flügelbasis so konstant auftreten, regten mich an, auch die übrigen Kuppeln auf den Adern einer Prüfung nach dieser Richtung hin zu unterziehen. Es stellte sich jedoch heraus, daß innerhalb der Species Variationen, wenn auch sehr geringe, vorkommen, wovon die kleine untenstehende Tabelle Zeugnis ablegt. Es wurden fünf Exemplare von *Cheimatobia brum.* untersucht und zwar Ader I und *α* in der ganzen Ausdehnung, Ader *II* und *IV* je bis zur ersten Verzweigung.

Es wurden bei Exemplar

	1	2	3	4	5
Auf Ader I	5	6	6	5	4
» » II	8	8	8	7	7
» » IV	10	10	9	9	6
» » *α*	5	5	3	3	2

Sinneskuppeln festgestellt

Wir sehen hieraus, daß in vielen Fällen eine direkte Übereinstimmung in der Zahl der Kuppeln auf der gleichen Ader bei verschiedenen Exemplaren vorhanden ist, in andern Fällen kommen geringe Differenzen, meistens von 1—2 Kuppeln vor.

III. Die innervierten Schuppen.

Es ist das Verdienst K. Guenthers, zuerst, und zwar auf Schnitten, achgewiesen zu haben, daß gewisse Schuppen innerviert werden. Jber die Form der innervierten Schuppen sagt Guenther nichts aus, ierüber berichtet Freiling als erster, mit dessen Befunden sich die ıeinigen, unabhängig von ihm gefundenen, im allgemeinen decken.

Die innervierten Schuppen finden sich wohl bei allen Schmetterngen, ich vermißte sie bisher nirgends; man trifft sie bei primitiven 'ormen wie *Hepialus* sowohl wie bei den hochdifferenzierten, z. B. den ℩hopaloceren; da sie außerdem überall dieselbe Form besitzen, so ınd wir berechtigt, sie als sehr alte Einrichtungen anzusehen; vieleicht repräsentieren sie überhaupt die ältesten Schuppen.

Hinsichtlich ihrer Verbreitung auf dem Flügel sei bemerkt, daß ie zumeist auf den Adern stehen, insbesondere auch auf den Randdern, so weit dieselben von Nerven versorgt werden (s. Kapitel I); ier stehen sie zwischen den später näher zu besprechenden Randadernneshärchen.

Außerhalb der Adern treffen wir die innervierten Schuppen beonders im Vorderwinkel des Vorderflügels und an der Basis der Flügel, 'o die untere und obere Lamelle der Flügel nicht fest verwachsen ınd und Nerven sich deswegen ungehindert verbreiten können. Ich erweise auf das am Schluß des Kapitels I Gesagte und auf Fig. 5*a*, 'af. VIII.

Ob die Sinnesschuppen auf der Oberseite des Flügels häufiger ınd als auf der Unterseite, darüber kann ich noch nichts Bestimmtes ussagen. Während Freiling findet, daß sie auf der Unterseite äufiger sind, fand ich, daß von den auf Fig. 5*a* angedeuteten Sinneschuppen nur 1 auf der Unterseite steht, während alle übrigen auf er Oberseite standen.

Die Form der Schuppen hat Freiling im allgemeinen schon richtig ngegeben, es handelt sich von oben gesehen um schmal-lanzettliche chuppen; an der Basis unterscheiden wir den sehr dünnen Stiel, der ich allmählich zur Spreite erweitert. Da, wo diese ihre größte Breite rreicht, sind etwa 4—5 Rippen sichtbar; nach dem Ende zu verjüngt ich die Spreite wiederum und läuft dann in eine außerordentlich feine nd sehr lange Spitze aus (Fig. 17 u. 18, Taf. X). Von der Seite berachtet zeigt die Schuppenspreite keinen gestreckten, sondern einen twas geschwungenen Verlauf, so wie es auf Fig. 18 angedeutet wurde; :h glaube, daß hierdurch die Elastizität der Schuppe erhöht wird.

Die Länge der Schuppen beträgt im Mittel wohl etwa 130 μ (Frei-lings Angaben sind wohl etwas zu niedrig); doch kommen erheblic größere vor, bei *Phalera buceph.* fand ich eine von etwa 315 μ Länge als größte Breite fand ich bei einer 130 μ langen Schuppe von *Chimc bacche fag.* 5—6 μ (Freiling findet für seine Formen 9 μ).

Die Alveolen der Schuppen sind sehr klein; sie bestehen aus eine oberen Teil *o.A*, Fig. 19, der von dem unteren *Av* durch eine unvol ständige Scheidewand (*S*) gesondert wird.

Der Schuppenstiel steckt in dem unteren Teil der Alveole; sei Wandungen weichen basalwärts auseinander und gehen, so wie es a Fig. 19 angedeutet wurde, in die innere Wandung des unteren Teiles d Alveole über. Hiervon überzeugt man sich leicht, wenn man mit se starken Vergrößerungen genau auf die Längsachse der Alveole einstell

Über den zur Sinnesschuppe gehörigen Zellapparat ist wenig z sagen. Die mehr oder weniger langgestreckte, von einer Hüllzelle b gleitete Sinneszelle weist einen bald ellipsoidischen, bald vollkomm kugeligen Kern auf (Fig. 19). Distalwärts entsendet sie den Termina schlauch, welcher dort, wo derselbe an die Schuppenalveole hera tritt, in das Stiftkörperchen übergeht. Dasselbe erscheint auf ung nügend differenzierten Heidenhain-Hämatoxylinpräparaten als e konisches, undurchsichtiges, ganz schwarzes Zäpfchen wie auf Fig. 2 unterhalb des Stiftkörpers bemerken wir einen kleinen, annäher kugeligen helleren Raum, welcher der bei den Randkuppeln festg stellten »Vacuole« entsprechen dürfte. Bei genügender Differenzieru sieht man statt des Zäpfchens nur zwei intensiver gefärbte kurze par lele Streifen, welche wohl nichts anderes als die verdickten Wandung (= Rippen) des Stiftkörpers sind. Der Achsenfaden durchdringt d Stiftkörperchen, stößt an die Mitte der Schuppenbasis — soviel i sehen konnte — in Form eines sehr kurzen, feinen, sich mit Heidenha s Hämatoxylin dunkel färbenden Spitzchens an; jedenfalls vermoc e ich keine schüsselförmige Erweiterung der Nervenendigung festzustell , wie Guenther angibt, sondern eine kurz-nadelförmige Endigung.

Außer den eben beschriebenen Sinnesschuppen fand ich so t nirgends Nerven an Schuppen herantreten. Insbesondere habe ich m h durch Methylenblau- und Osmiumpräparate überzeugt, daß eine Inr - vierung der Duftschuppen der Pieriden und Lycaeniden ni t stattfindet; vielmehr wird bei diesen die Sekretion wohl durch n mechanische Momente herbeigeführt. Meine bei den Pieriden e- machten Beobachtungen, die sich auf diesen Gegenstand bezie n, habe ich im Zool. Anzeiger Bd. XXXVI, Nr. 10/11, 1910 mitget t.

Freiling hat außer unsern, bei Lepidopteren allgemein ver-reiteten Sinnesschuppen noch bei Pterophoriden eigentümliche, mit iner Drüsenzelle versehene Schuppen gefunden, die ebenfalls innerviert verden. Von der Innervierung dieser Schuppen habe ich mich auch berzeugt, ohne daß ich jedoch noch auf ein weiteres Studium dieser ebilde eingehen konnte.

IV. Die Randadersinneshärchen.

In diesem Kapitel sollen feine Härchen besprochen werden, welche m Flügelrande aller Schmetterlinge stehen. Guenther, welcher diese ebilde »Sinnesstachel« nennt, konnte den sicheren Nachweis ihrer nnervierung nicht erbringen. Dies gelang erst Freiling, dessen Re-ultate ich vollkommen bestätigen kann. Da ich außerdem Freilings Befunde in einigen Punkten erweitern kann, will ich in Kürze ein Ge-amtbild vom Bau und Verbreitung unsrer Härchen, die ich »Rand-dersinneshärchen« nennen möchte, entwerfen.

Man findet diese, wie gesagt, nur am Flügelrande und zwar auf ler Unterseite der Randadern. Auf Fig. 23 sehen wir eine Rand-der quer durchschnitten (*R.A*), auf ihrer Unterseite und zwar an ener Stelle, wo ihr Chitin in das des eigentlichen Saumes übergeht, ehen wir nun den basalen Teil eines Randadersinneshärchens längs eschnitten; der Durchmesser des Haarschaftes betrug an der Basis twa 6 μ, der des Haarlumens etwa 3,5 μ; die Basis des Schaftes ist in ine durch starke Chitinerhebungen gebildete Alveole (*Av*) eingesenkt.

Die Form der Haare ist nicht immer denen der Weißdornen hnlich, wie Freiling anzunehmen scheint, sondern häufig stark ge-rümmt, wovon man sich außer durch abgeschabte Härchen durch Heben und Senken des Tubus überzeugen kann; in den Fig. 24 *a*—*c* vurden Härchen von drei verschiedenen Arten abgebildet. Die Länge ler Härchen ist bei derselben Art ziemlich konstant, variiert aber etwas beim Vergleich verschiedener Formen; für *Gonopteryx rhamni* fand ch 140 μ, für *Pieris rapae* etwa 90 μ, für *Coenonymphe pamph.* etwa 0 μ, für *Cheimatobia brum.* etwa 100 μ, für *Chimabacche fag.* etwa 90 μ; lie Werte gelten für Beobachtung von oben, sind infolgedessen etwas u niedrig, da die Haare mehr oder weniger stark gekrümmt sind.

Über die zu den Randadersinneshärchen gehörenden Zellen ist olgendes bemerkenswert. Wir unterscheiden mehrere, meist drei roße mehr oder weniger verästelte »Hüllzellen«, welche jede einen roßen, sehr chromatinreichen Kern aufweist, welcher oft, wie Frei-ling schon richtig beobachtet hat, einen deutlichen Nucleolus zeigt.

Die Form, Größe und die Chromatinverhältnisse dieser Kerne erinnert an den Kuppel- und Hüllzellkern der Randkuppeln, und ich glaube, daß die Funktion der zugehörigen Zellen in beiden Fällen die gleiche ist (s. Fig. 25).

Zwischen den Hüllzellen bemerken wir eine Gruppe von kleinen — meist vier — Kernen, die zu Sinneszellen gehören. Es war mir zuerst zweifelhaft, ob es sich um eine mehrkernige große Sinneszelle handle oder um mehrere kleinere Zellen, da ich, so wenig wie Freiling es vermochte, keine Zellgrenzen unterscheiden konnte. Schließlich erhielt ich aber aus älteren, mit Pikrinsäure-Sublimat fixierten, in Alkohol konserviertem Material nach Färbung mit Heidenhainschen Eisenhämatoxylin und genügender Differenzierung Präparate, welche in voller Schärfe zeigten, daß es sich um vier deutlich abgegrenzte Zellen handelt[1]. In Fig. 26 habe ich eine solche Gruppe abgebildet. Es handelt sich um ziemlich gedrungene, kleine Sinneszellen mit fast kugelrundem, chromatinarmen Kern; die Zellen 1—3 lagen annähernd auf demselben Niveau, Zelle 4 über den dreien. Die Art und Weise, wie der Nerv sich an jede der vier Zellen begibt, vermochte ich nicht genau festzustellen.

Von der Sinneszellengruppe dringt dann, wie es scheint, ein einheitlicher Terminalschlauch zur Haarbasis vor und setzt sich in das Lumen des Haares fort (Fig. 25). Bevor der Terminalschlauch in den Haarschaft eindringt, verdickt sich seine Wandung auf eine kurz Strecke, welche sich mit Hämatoxylin und Methylenblau intensiver färbt Wir haben es hier wohl zweifellos wieder mit den Rippen des Stift körperchens zu tun, die wir bei den Sinneskuppeln und Sinnesschuppe schon kennen lernten. Das Ende des Achsenfadens aufzufinden glückt mir, trotz großer Bemühungen, so wenig wie Freiling. An oder dich unter der Spitze der Härchen sieht man oft einen sehr feinen, hellere ovalen Bezirk, ob es sich hier um eine Öffnung oder nur um ein Verdünnung des Chitins handelt, muß ich dahingestellt sein lassen.

Es sollen jetzt noch einige Beobachtungen über die Verbreitun Anordnung und Zahl der Randadersinneshärchen folgen.

Als Beispiel für die Heterocera wollen wir *Cheimatobia brun* wählen, dessen Vorderflügel mit den Randadersinneshärchen in Fig. 21

[1] Ich glaube auf diesen Befund besonderen Nachdruck legen zu müsse weil ich glaube, daß die in der Literatur hin und wieder auftauchenden Ang ben von mehrkernigen Ganglienzellen, sich bei Nachprüfungen als trügeris erweisen werden, insofern es sich wahrscheinlich um einkernige, dicht aneina der gedrängt liegende Zellen handeln wird.

bgebildet wurde. Die Reihe der Haare beginnt am Vorderrande in iniger Entfernung von der Flügelwurzel, zieht dann rings herum um len Flügelsaum und endigt etwa bei der Ader IV_1. Der ganze Innenand des Hinterflügels ist frei von Nerven, wie schon im Kapitel I rwähnt; wir treffen daher dort keines unsrer Härchen. Die Zahl der Iärchen ist für unsern Fall eine beträchtliche, ich zählte nicht weniger ls 82 am Vorderflügelrand von *Cheimatobia brum.*; am Vorderwinkel tehen sie bei weitem am dichtesten.

Am Hinterflügel von *Cheimatobia brum.* ist die Zahl der Haare rheblich geringer, ich zählte hier nur etwa 60; auch sind sie hier gleichnäßiger verteilt als am Vorderflügel und erstrecken sich etwas weiter ıach dem Innenrande zu als dort. Der Innenrand selbst bleibt aber ıuch am Hinterflügel der Heterocera frei von Nerv und Sinnesorgan.

Bei den Rhopalocera stehen am Hinterflügel mehr Randıdersinneshärchen als am Vorderflügel, z. B. stehen am Hinterlügel von *Coenonymphe pamph.* etwa 60, am Vorderflügel nur etwa 28 Härchen! (Weitere Beispiele unten.) Außerdem stehen sie bei den Rhopalocera nicht wie bei den Heterocera am Vorderwinkel des Vorderflügels, sondern am Hinterwinkel des Hinterflügels am dichtesten. Ferner ist hervorzuheben, daß die Sinneshärchen bei den Rhopalocera auch am Innenrand des Hinterflügels sehr weit basalwärts stehen; in Fig. 27, Taf. X wurde die Verbreitung der Härchen am Vorder- und Hinterflügel von *Gonopteryx rh.* durch Blau angedeutet.

Es mögen noch einige Angaben über die Zahl der Randadersinneshärchen am Vorder- und Hinterflügel bei einigen Arten folgen.

Die Zahl der Haare betrug bei

	Vorderflügel	Hinterflügel
Rhopalocera		
Euchloe card. ♂ . . .	34	41
Gonopteryx rh.	21	33
Coenonymphe pamph. .	etwa 28	etwa 60
Heterocera		
Xylina (*lithorhiza*?) .	etwa 32	etwa 10
Rhyparia purp.	etwa 53	etwa 52
Scoria lineata.	etwa 78	35
Cheimatobia brum. . .	etwa 80	etwa 60
Hibernia prog.	etwa 54	etwa 34
Chimabacche fag. ♂ . .	10	8
Chimabacche fag. ♀ . . (Flügel in Rückbild.!)	0	1
Zygaena filip.	etwa 60	13

V. Kurze Mitteilungen über die Chordotonalorgane der Schmetterlingsflügel.

Außer den drei bisher besprochenen Arten von Sinnesorganen auf den Schmetterlingsflügeln, glückte es mir, noch Chordotonalorgane in denselben nachzuweisen. Da ich deren Bau und Lage aber in einer besonderen Arbeit behandeln möchte, beschränke ich mich hier auf einige wenige Angaben.

Die Chordotonalorgane finden sich an der Basis des Vorderflügels sowohl wie an der des Hinterflügels; in beiden Fällen werden sie von Abzweigungen des Nerven *II* innerviert; am Vorderflügel findet sich außerdem noch ein besonderes vom *NIII* innerviertes Organ. Die Sinneszellen mit ihren Stiftkörperchen sind zu einem langen auf Querschnitten ovalen Bündel vereint; die Stiftkörper liegen aber auf verschiedenen Höhen, wie die Querschnittsbilder besonders instruktiv lehren. Der Bau der 17—19 μ langen Stiftkörperchen stimmt im wesentlichen mit dem von J. Schwabe bei den Acridiern beschriebenen Typus überein; es bestehen jedoch gegenüber diesem einige Abweichungen hinsichtlich der »Vacuole« an der Basis der Stiftkörper und dem Endknöpfchen. Das Ende der Stiftkörper ist in einen sehr langen, am Integument befestigten Faden ausgezogen.

Funktion der Sinnesorgane des Schmetterlingsflügels.

Hierüber will ich nur einige kritische Bemerkungen machen. Da ich den ganzen Sommer und Herbst 1910 zunächst auf das Studium des Baues und der Verbreitung der Sinnesorgane verwenden mußte, kam ich aus Mangel an lebendem Material nicht mehr dazu, Experimente anzustellen. Ich hoffe dies im nächsten Sommer nachholen zu können.

Die Sinnesschuppen sind wohl, wie auch Guenther, und Freiling anzunehmen geneigt sind, Tastorgane, die den Schmetterling über Windrichtung usw. orientieren mögen.

Die Sinnesstacheln oder Randadersinneshärchen halte ich ebenfalls für Tastorgane. Ich glaube nicht, daß sie den Zweck haben, den Schmetterling durch Absonderung von Secret vor Nässe zu schützen, da das Chitin und die Schuppen insbesondere schon an und für sich mit einem feinen Wachsüberzug versehen sind, der die Flügel vor dem Benetztwerden schützt.

Die größte Schwierigkeit hinsichtlich der physiologischen Deutung machen die Sinneskuppeln. Freiling nimmt an, daß sie den Schmetterling über den jeweils herrschenden Luftdruck unterrichten. Diese Annahme scheint mir ziemlich gesucht, und Freiling hätte si

vohl kaum ausgesprochen, hätte er die Verbreitung der Kuppeln an ler Basis der Flügel gekannt; seine Hypothese bezieht sich wohl auch lauptsächlich auf die Randkuppeln.

Mir scheint es natürlicher, die Sinneskuppeln als Organe aufzuassen, welche für den Flug Bedeutung haben. Warum sollten diese)rgane sich sonst gerade auf den Flügeln der meisten, wenn nicht ller Insekten[1] befinden? Liegt es nicht nahe an eine Bedeutung für as Fliegen zu denken? Weinland hat auch schon am deutlichsten von llen Forschern gezeigt, daß die Schwinger, welche doch umgebildete 'lügel sind, für die Fliegen unentbehrliche Flughilfsorgane enthalten.

Es soll nicht behauptet sein, daß die fraglichen Organe Gleichewichtsorgane seien wie die Cristae acusticae in den Bogengängen des abyrinthes der Vertebraten; gegen eine solche Annahme wendet sich chon Forel, welcher nach Entfernung der Flügel keine Störung im leichgewichtssinn bei Insekten feststellen konnte; gewiß kann ein nsekt, dem die Flügel exstirpiert sind, noch gehen und klettern, wie och auch die ungeflügelten Formen diese Fähigkeiten besitzen! ber wenn das Insekt den Boden verläßt und sich zum Flug erhebt, ist s doch gewiß für es von Vorteil, Organe zu besitzen, die es ihm ernöglichen, seinen Flug auf Reize hin zu regulieren, kurz gesagt zu teuern. Und meine — vorläufige freilich nicht bewiesene — Ansicht st nun die, daß hierbei die Sinneskuppeln eine Rolle spielen.

Bei der Beantwortung der Frage nach der Funktion der Chordoonalorgane ist große Vorsicht geboten. Zwar ist es wahrscheinlich, laß sie in gewissen Fällen, z. B. bei den Tympanalorganen der Orthoteren, das Tier befähigen, »Töne« zu unterscheiden; ob dies aber für lie Schmetterlinge auch zutrifft, will ich vorläufig dahingestellt sein assen. Es ist sehr wohl möglich, daß die primitiven Chordotonalorgane, vie wir sie an der Basis der Flügel vor uns haben, auf dem Prinzip les Zuges beruhende statische Organe sind, und daß sich aus olchen Organen erst die »tympanalen Chordotonalorgane« ntwickelten.

Tübingen, im Januar 1911.

[1] Hicks fand, daß an der Basis der rudimentären Flügel einer *Orgyia* Schmetterling) zahlreiche Sinnespapillen vorhanden sind; ich konnte beim ♀ on *Chimabacche fag.*, das ebenfalls rudimentäre Flügel besitzt, ebenso Sinnesuppeln in größerer Zahl feststellen. Es wäre aber ein Irrtum, hieraus den Schluß iehen zu wollen, daß die Sinneskuppeln keine Flughilfsorgane seien; das Vorandensein dieser Sinneskuppeln ist nicht wunderbarer als das der rudimentären 'lügel selbst.

Literaturverzeichnis.

N. v. Adelung, Beiträge zur Kenntnis des tibialen Gehörapparates der Locustiden. Diese Zeitschr. Bd. LIV. 1892.

Christopher Aurivillius, Über sekundäre Geschlechtscharakter nordischer Tagfalter. Bihang Svenska Vet. Akad. Handl. Bd. V. 1880.

Berlese, Gli Insetti. I. Mailand.

P. Deegener, Das Duftorgan von Hepialus hectus. Diese Zeitschr. Bd. LXXI. 1902.

Forel, Sinnesleben der Insekten. München 1910.

Hans Heinrich Freiling, Über Duftorgane weiblicher Schmetterlinge usw. Diese Zeitschr. Bd. XCII. 1909.

V. Graber, Die tympanalen Sinnesorgane der Orthopteren. 1876.

— Die chordotonalen Sinnesorgane und das Gehör der Insekten. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XX und XXI.

Konrad Guenther, Über Nervenendigungen auf dem Schmetterlingsflügel. Zool. Jahrb., Abt. f. Anatomie. Bd. XIV. 1901.

C. Herbig, Anatomie und Histologie des tibialen Gehörapparates von Gryllus dom. Archiv f. mikr. Anat. Bd. LXI. 1902.

Hauser, Physiol. und histol. Untersuch. über die Geruchsorgane der Insekten. Diese Zeitschr. Bd. XXXIV. 1880.

Hensen, Das Gehörorgan von Locusta. Diese Zeitschr. Bd. XVI. 1866.

K. W. Illig, Duftorgane der männlichen Schmetterlinge. Zoologica 1902.

Braxton Hicks, On a new Organ in Insects. Journal of the proc. of the Linn Soc. Zool. I. London 1857.

— Further remarks on the organ found on the bases of the halteres and wing of insects. Transact. of the Linnean Soc. of London. Vol. XXII.

Köhler, Die Duftschuppen der Gattung Lycaena, auf ihre Phylogenie hi untersucht. Zool. Jahrb. 13 Syst. 1900.

H. J. Kolbe, Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1893.

Kraepelin, Über die Geruchsorgane der Gliedertiere. Hamburg 1883.

A. Bolles Lee, Les balanciers des Diptères. Rec. Zool. Suisse. Tom. II. 188

Leydig, Über Geruchs- und Hörorgane der Krebse und Insekten. Archiv Anat. u. Phys. 1860.

A. G. Mayer, The Development of the Wing Scales and their Pigment in Butte flies and Moths. Bull. of the Mus. of Comparat. Zool. at Havard Colleg Vol. XXIX. Nr. 5. 1896.

Paul Mayer, Zur Lehre von den Sinnesorganen der Insekten. Zool. Anz. 2. Jh Nr. 25. 1879.

Fritz Müller, Über Haarpinsel, Filzflecke und ähnliche Gebilde auf den Flüge männlicher Schmetterlinge. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. X 1877.

O. vom Rath, Über die Hautsinnesorgane der Insekten. Diese Zeitschr. Bd. XLV

— Über die Nervenendigungen der Hautsinnesorgane der Arthropoden nach B handlung mit der Methylenblau- und Chromsilbermethode. Berich der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. B. Bd. IX. 1895.

R. SCHNEIDER, Die Schuppen aus den verschiedenen Flügel- und Körperteilen der Lepidopteren. Z. ges. Naturw. Bd. LI. 1878.

JOSEF SCHWABE, Beiträge zur Morphologie und Histologie der tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren. Zoologica. Stuttgart 1906.

SEMPER, Über die Bildung der Flügel, Schuppen und Haare bei den Lepidopteren. Diese Zeitschr. Bd. VIII. 1857.

A. SPULER, Beitrag zur Kenntnis des feineren Baues und der Phylogenie der Flügelbedeckung der Schmetterlinge. Zool. Jahrb. Bd. VIII. Anat. 1895.

— Die Schmetterlinge Europas. Stuttgart 1907.

R. VOGEL, Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Wirkungsweise der Duftschuppen bei Pieriden. Zool. Anz. Bd. XXXVI. Nr. 2/3.

— Über die Innervierung und die Sinnesorgane des Schmetterlingsflügels. Zool. Anz. Bd. XXXVI. Nr. 10/11. 1910.

ERNST WEINLAND, Über die Schwinger der Dipteren. Diese Zeitschr. Bd. LI. 1891.

A. WEISMANN, Über Duftschuppen. Zool. Anz. 1878.

Erklärung der Abbildungen.

Durchgehende Bezeichnungen für die Tafelfiguren:

A, Anhangskammer;
Av, Alveole;
Ax, Achsenfaden;
B_1 B_2, Basalstücke;
B.M, Basilarmembran;
Ch.N, Chordotonalnerv;
Ch.O, Chordotonalorgan;
Ch.Str, Chitinstreben;
C.G, Costalgruppe;
Cu, Cuticula;
dist, distal;
E, Einschnitt zwischen B_2 und Vorderrandader;
E.Sp, Endspitzchen;
F, Frenulum;
Fo, Fortsatz;
Fz, Fettzelle;
H, hinten;
H.R, Hinterrand;
H.S, Hüllsubstanz;
Hz, Hüllzelle;
Hz.K, Hüllzellenkern;
Hyp, Hypodermis;
Hyp.K, Hypodermiszellkern;
K, Kern;
K_1, K_2, K_3, K_4, Kammer 1, 2, 3, 4;
Koe, Körnchen;
Km, Kuppelmembran;
Ku, Kuppel;
KzK, Kuppelzellkern;
I, II_1, II_2,usw., III_1 usw., IV_1 usw., *V*, α, β, γ, die Adern der Flügel;
Lu, Lumen;
Mk, Membranalkanal;
N, Nerv;
NI, *II* usw., Nervenstämme des Vorderflügels;
N'I, *II* usw., Nervenstämme des Hinterflügels;
N.E, Nervenendigung;
Ncl, Nucleolus;
Neu, Neurilemm;
Neu.K, Neurilemmkern;
o, oben;
Oe, Öffnung;
P, Polstermasse;
o.P, obere Polstermasse;
u.P, untere Polstermasse;

prox, proximal;
R, Chitinringwall;
R.A, Randader;
R.F, Ringfurche;
Ri, Rippen der Stiftwandung;
R.S.H, Randadersinneshärchen;
S, Scheidewand;
s, Schuppe;
Sc.G, Subcostalgruppe;
S.H, Sinneshaar;
SK_1, Sk_2, Skeletstück 1 u. 2;
S.K.G, Sinneskuppelgruppe;
St, Schuppenstiel;
St.k, Stiftkörperchen;
Sz, Sinneszelle;
Tr, Trachee;
Ts, Terminalschlauch;
u, unten;
v, vorn;
Va, Vacuole;
V.F.N, Vorderflügelnerv;
Vo, Vorsprung;
V.R, Vorderrand des Flügels;
V.R.A., Vorderrandader;
W, Wandung des Stiftkörpers.

Tafel VIII.

Fig. 1. Nervenverzweigung an der Basis des Vorderflügels von *Chimabacche fag.* ♂. Kombiniert nach Methylenblaupräparaten. ·.·, Kuppeln der der Oberseite; °₀°, Kuppeln der Unterseite. Die Sinneskuppelgruppen nur angedeutet. Zeiss Oc. 1. To. Obj. A. Leitz, Z.-App.

Fig. 2. Vorderflügelbasis von *Rhyparia purp.* (Nerv *III* und die Chordotonalnerven blieben hier unberücksichtigt). Zeiss Oc. 1. T. 145. Obj. AA. Leitz, Z.-App.

Fig. 3*a*. Nervenverzweigung an der Hinterflügelbasis von *Chimabacche fag.* ♂ nach Methylenblau und Hämatoxylinpräparaten. Die Sinneskuppelgruppen wie in Fig. 1 nur angedeutet. Zeiss Oc. 1. To. Obj. A. Leitz, Z.-App.

Fig. 3*b*. Aufteilung des Hinterflügelnerven in die drei Hauptstämme bei *Scoria lineata*. Ungef. Präp. Zeiss Oc. 1. To. Obj. C. Leitz, Z.-App.

Fig. 4. Hinterflügelbasis von *Rhyparia purp.* (Nerv *III* und Chordotonalnerv blieb unberücksichtigt.) Vergr. wie Fig. 2.

Fig. 5*a*. Nervenfäserchen im Flügelfelde, wo sie Schuppen innervieren. Methylenblaupräparat von *Chimabacche fag.* ♂. Zeiss Oc. 1. To. Obj. A. Leitz, Z.-App.

Fig. 5*b*. Flügel von *Chimabacche fag.* ♂ vergr. Der schraffierte, zwischen den Adern II_2 und II_3 liegende Teil wurde in Fig. 5*a* dargestellt.

Tafel IX.

Fig. 6. Randkuppel von *Hibernia prog.* von oben gesehen. Nach ungefärbten, osmierten und Hämatoxylinpräparaten kombiniert. Freihändig in etwa 3000fach. Vergr. gezeichnet.

Fig. 7 *A*. Schnitt durch die Achse einer Randkuppel von *Larentia bil* in der Richtung der betr. Ader nach einem Flemming-Präparat. Der Zellappara wurde nach Hämatoxylin-Totalpräparaten ergänzt. Zeiss Oc. 3. T. 145. Imm 1/12. Leitz, Z.-App. Ein wenig schematisiert.

Fig. 7 *B*. Stark osmiertes Stiftkörperchen. Vergr. wie *A*.

Fig. 8*a*. Randkuppel mit darunter liegendem Zellapparat von *Cheimatobi brum*. Totalpräp. von oben. Formol-Chromsäure, Eisessig fix. Eisenhäm. Zeis Comp. Oc. 6. T. 145. Häm.-Imm. 1/12. Zeich.-App. Abbé.

Fig. 8*b*. Dasselbe Organ von *Agrotis* (spec. ?). Flemming fix. Hans Hämatox, Vergr. wie Fig. 8*a*.

Fig. 9*a*. Form der Sinneszelle und des Kernes derselben von einer Rand-:uppel von *Chimabacche fag.* Im Kern deutlicher Nucleolus. (Die übrigen Chro-ıatinverhältnisse sind besser an Hämatoxylinpräp. zu studieren.)

Fig. 9*b*. Kern einer benachbarten Sinneszelle mit zwei Nucleolen. Me-hylenblaufärb. — Ammonium molybd. fix. ZEISS Oc. 3. T. 145. H.-Imm. 1/12. :.-App.

Fig. 10*a*. Stiftkörperchen einer Randkuppel von *Agrotis* (spec. ?) an einem 'otalpräparat von oben betrachtet. Man sieht die »Rippen« der Stiftwandung. :instellung auf die Basis des Stiftkörpers.

Fig. 10*b*. Höhere Einstellung: Spitze des Stiftkörpers. Fix.: FLEMMING. 'ärb.: HANSENsches Hämatoxylin. ZEISS. Comp. Oc. 6. T. 145. H.-Imm. 1/12. .-App.

Fig. 11. Achsenschnitt (5 μ) durch eine Kuppel der Flügelbasis (Subcostal-ruppe) von *Larentia bil.*, der Zusammenhang des Terminalschlauches mit der inneszelle war — wie in der Regel! — nicht zu sehen. Hypodermis schematisch ngedeutet. Bei + hellerer Raum, welcher früher wahrscheinlich mit dem Mem-ranalkanal kommunizierte. Fix.: FLEMMING. Färb.: HANSENsches Hämatoxy-n. Vergr. etwa 3900 ×. Gez. freihändig.

Fig. 12. Schnitt durch eine Kuppel der Subcostalgruppe des Vorderflügels on *Hyponomeuta* (*pad.* ?). Der durch + angedeutete Teil des Membranal-anales entspricht dem durch das gleiche Zeichen bezeichneten Raume der Fig. 11. 'urch punktierte Linien wurde das sich bei andern Formen findende »Hufeisen« ngedeutet. ZEISS Comp. Oc. 12. T. 145. H.-Imm. 1/12. ABBÉ. Z.-App. Fär-ung: Starke Differenzierung nach Eisenhämatoxylin.

Fig. 13. Teil eines Schnittes (5 μ) durch die Subcostalgruppe des Vorder-ügels von *Larentia bil.*; die Sinneszellen mit Terminalschlauch teilweise der ,änge nach getroffen; die Sinneskuppeln wurden alle schief angeschnitten. FLEM-ING-Fixierung. Färbung: HANSENsches Hämatoxylin. ZEISS Oc. 2. T. 145. [.-Imm. 1/12. Zeich.-App. ABBÉ.

Fig. 14. Querschnitt durch die Subcostalgruppe des Vorderflügels von *'heimatobia brumata.* Fixierung: Formol-Chroms.-Eisessig. Färbung: Eisen-ämatoxylin. ZEISS Oc. 2. T. 145. H.-Imm. 1/12. Zeich.-App. ABBÉ.

Fig. 15. Ein Querschnitt aus der Nähe des vorigen (Fig. 14): Über-ichtsbild. Fixierung: und Färbung wie Fig. 14. ZEISS Oc. 2. T. 145. 'bj. C. Z.-App. ABBÉ.

Fig. 16. Ein Stück eines Schnittes durch die Costalgruppe von *Hypono-ıeuta* (*pad.* ?), ein wenig schräg. Man sieht die Lage der Hüllzellen. Fix.: Pikrin-äure-Sublimat. Färbung: Eisenhämatoxylin. ZEISS Comp. Oc. 6. T. 142. I.-Imm. 1/12. Zeich.-App. ABBÉ.

Fig. 17. Innervierte Schuppe von *Chimabacche fag.* von oben betrachtet. ,änge der Schuppe etwa 130 μ, größte Breite etwa 5—6 μ. ZEISS Oc. 2. T. 145. I.-Imm. 1/12. Zeich.-App. ABBÉ.

Fig. 18. Eine innervierte Schuppe in seitlicher Ansicht. ZEISS Oc. 1. T. 0. I.-Imm. 1/12. LEITZ, Z.-App.

Fig. 19. Sinneszelle einer innervierten Schuppe vom Flügelrande von *'himabacche fag.* Man sieht die Endigung des Terminalschlauches in der Basis les Schuppenstieles. Einstellung auf die Längsachse der Alveole. Totalpräparat

Pikrinsäure-Subl. Eisenhämat. ZEISS Comp. Oc. 6. T. 145. H.-Imm. 1/12. Z.-App. ABBÉ.

Fig. 20. Stiftkörperchen einer Sinnesschuppe (*Stk*) von *Chimabacche fag.* Dasselbe erscheint bei ungenügender Differenzierung nach HEIDENHAINscher Hämatoxylinfärbung dunkel. ZEISS. Vergr. wie Fig. 19.

Tafel X.

Fig. 21*a*. Vorderflügel von *Cheimatobia brumata* mit den Nerven innerhalb der Adern (die Nerven im Flügelfelde wurden nicht berücksichtigt), den Randadersinneshärchen und den Sinneskuppeln, jedoch ohne die Sinneskuppelgruppen der Flügelbasis.

Fig. 21*b*. Vorderflügel von *Cheimatobia brum.* in natürlicher Größe.

Fig. 22. Hinterflügel von *Cheimatobia brum.* Dieselben Details wie Fig. 21*a* zeigend. Vergr. wie Fig. 21*a*.

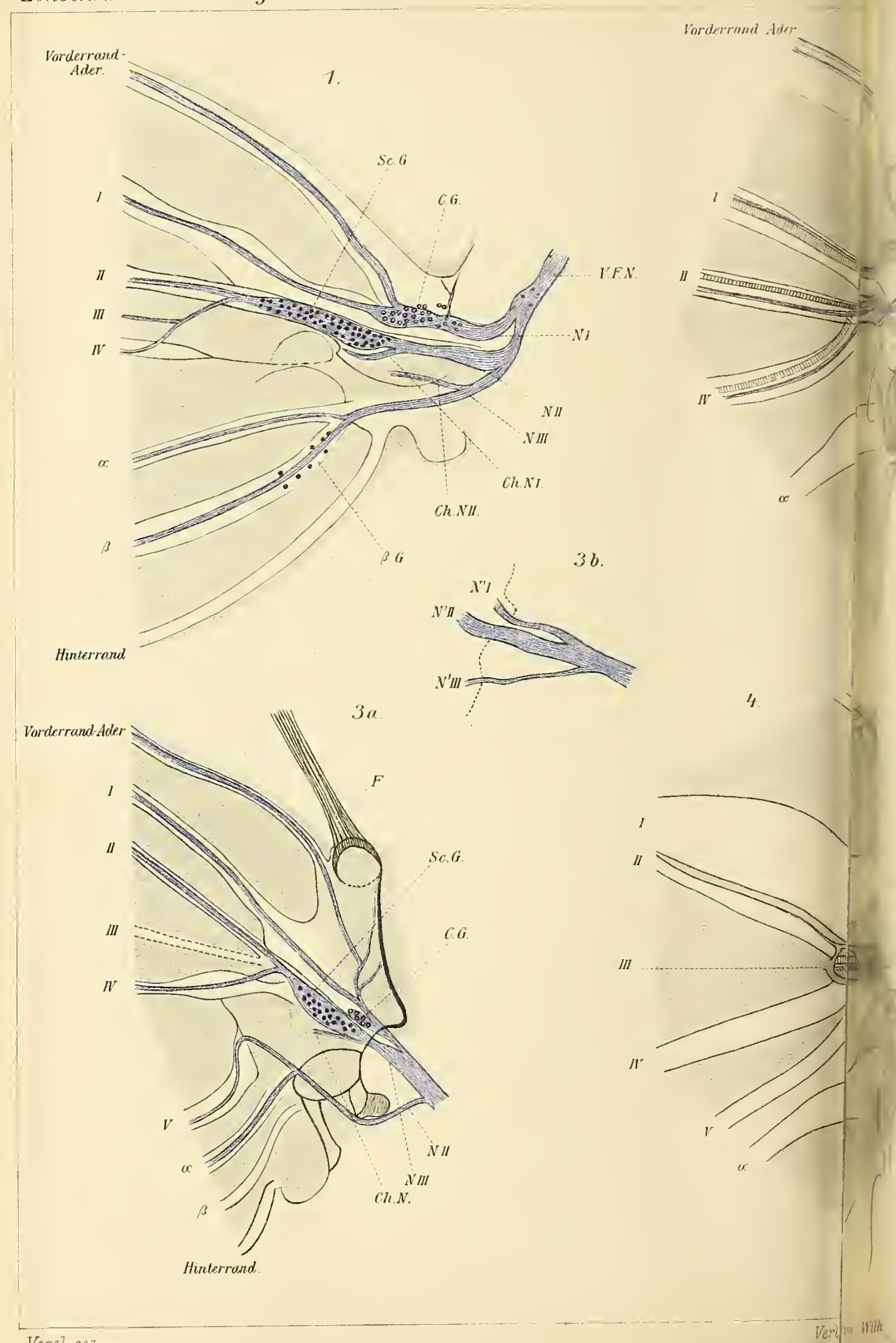
Fig. 23. Querschnitt durch die Randader einer *Agrotis* (spec.?), welcher den basalen Teil des Schaftes eines Randadersinneshärchens längs trifft. Es wurden nur die Chitinteile dargestellt. ZEISS Oc. 3. T. 145. Obj. E. LEITZ Z.-App.

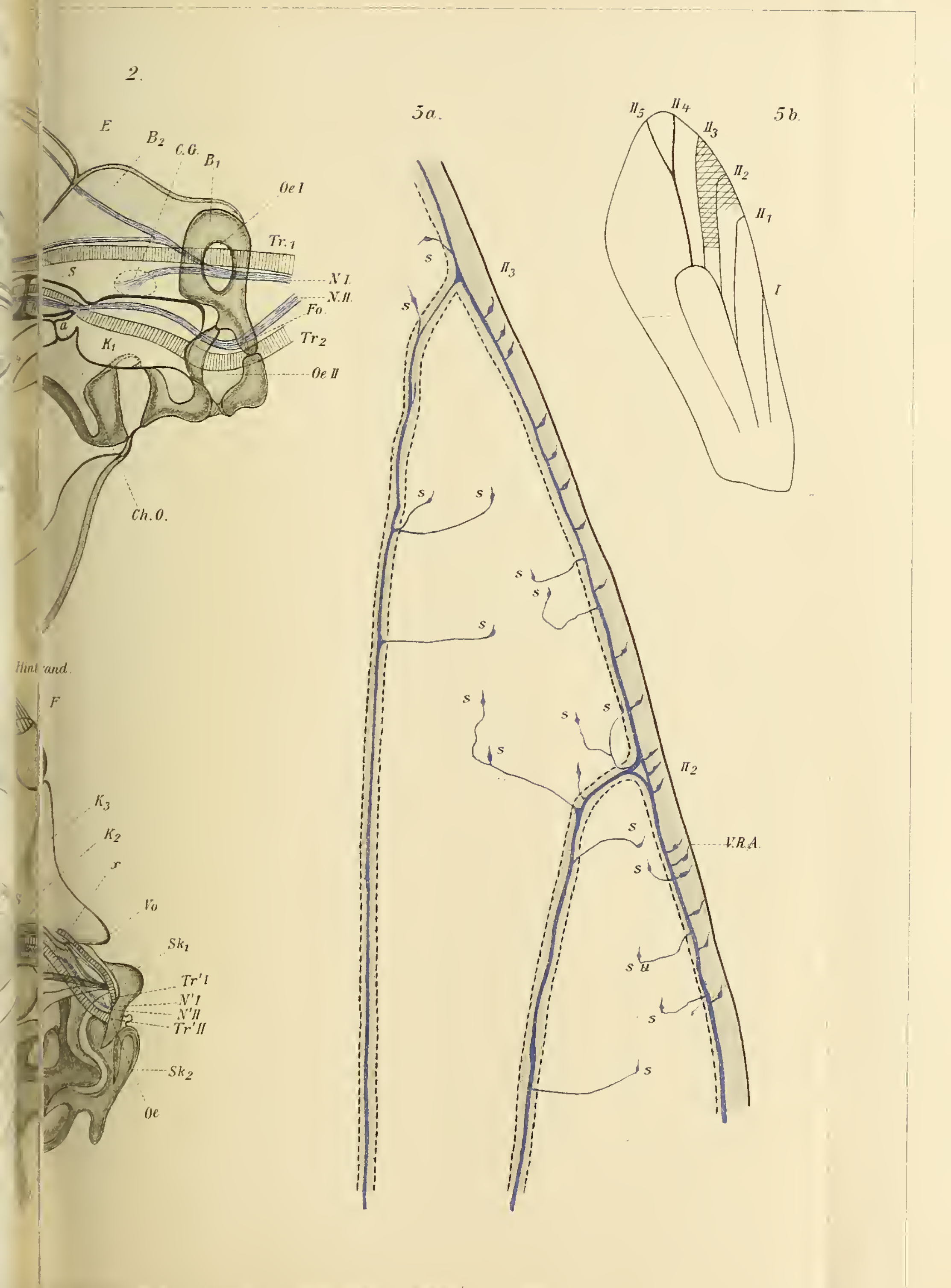
Fig. 24. Drei Randadersinneshärchen; *a*, von *Gonopteryx rh.*; *b*, von *Cheimatobia brum.*; *c*, von *Hibernia progemm.* ZEISS Oc. 1. T. 0. H.-Imm. 1/12. LEITZ Z.-App.

Fig. 25. Die Basis eines Randadersinneshärchens von *Cheimatobia brum.* mit darunter liegenden drei Hüllzellen und der Sinneszellengruppe. Der Terminalschlauch setzt sich in den Haarschaft fort. Totalpräp. Fix. Pikrinsäure-Subl. Gefärbt mit Eisenhämatoxylin. ZEISS Comp. Oc. 6. T. 145. H.-Imm. 1/12. Zeich.-App. ABBÉ.

Fig. 26. Gruppe von vier Sinneszellen eines Randadersinneshärchens von *Chimabacche fag.* Einstellung auf die tieferliegenden Sinneszellen 1—3. Pikrinsäure-Subl. Eisenhämat. ZEISS Comp. Oc. 6. T. 145. H.-Imm. 1/12. Zeich.-App. ABBÉ.

Fig. 27. Verbreitung der Randadersinneshärchen bei *Gonopteryx rh.*, an Vorder- und Hinterflügel durch blau angedeutet.


1.
Vorderrand-Ader.
Sc. G
C. G.
I
II
III
IV
V. F. N.
N I
N II
N III
Ch. N I.
Ch. N II.
α
β
β G
Hinterrand
3 b.
N' I
N' II
N' III
3 a.
Vorderrand-Ader
F
Sc. G.
C. G.
I
II
III
IV
V
α
β
N II
N III
Ch. N.
Hinterrand.
Vorderrand Ader
I
II
IV
α
4.
I
II
III
IV
V
α



n Erdmann n. Leipzig
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena


BRITISH MUSEUM

6.

R

Ku.

R.F.

Ax

7b.

Stk.

Va

7a.

Neu.K.

Ch.Str.

Szk

Ts.

11.

u.P.

R

x

Cu

Hyp

8a

Kzk

Hzk

Szk

Sz

R

Stk

Va

Neu.K.

13.

Hyp.K.

Ts.

Ku.

H.S.

Sz

Szk

Sz

8b.

Hyp.K.

Kzk

Hzk

Neu.K.

Szk.

Sz

R

9a.

Koe.

Sz.

K

Ncl.

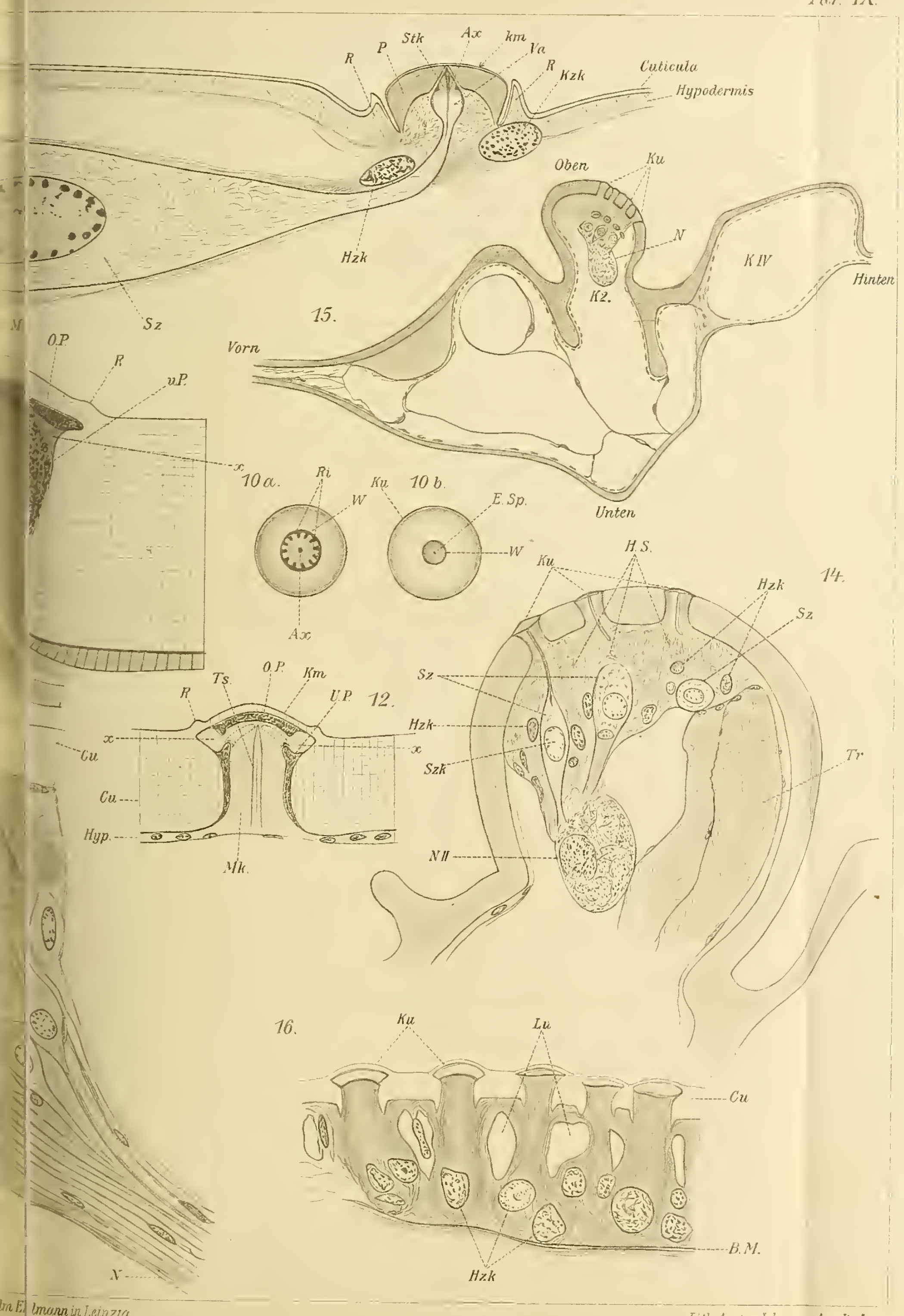
9b.

K

Ncl.

Vogel gez.

Verl. v. W



Verlag von Wilh. Engelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.


BRITISH MUSEUM
Z
D
NATURAL HISTORY


BRITISH MUSEUM
NATURAL HIST

21 b.

natürl. Grösse d. Flügels.

21 a.

β

x

α

● Sinneskuppeln d. Obers.

○ " d. Unters

innerv. Haare.

22.

I

x

IV

α

Vogel gez.

Verl ... W

II_1 II_2 II_3 II_4 II_5 III_1 III_2 III_3 R.S.H. IV_1

23.

O Av Cu.

R.A. U Av Av.

24a. 24b. 24c.

Oe ?

27.

V H

25.

Haarschaft.

Stk. Hzk_3 Hzk_1 Sz 1-4. Hzk_2

26.

1 2 3 4 Szk

17.

St O.A. S Av. Av. Stk Ax

18.

19.

Szk Sz Hzk. N

20.

Stk.

II III_1 III_2 III_3

...n Engelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.


BRITISH MUSEUM
Z D
NATURAL HISTORY

Der Wimpertrichter der Lumbriciden.

(Ein Beitrag zur Kenntnis der lymphoiden Organe.)

Von

Felix Rosen.

(Aus dem Zoologischen Institut in München.)

Mit 7 Figuren im Text und Tafel XI, XII.

I. Einleitung.

Bei der Präparation der Segmentalorgane eines Regenwurms fiel ıir eine starke Zellanhäufung am Trichter auf. Die Zellen waren in o großer Menge vorhanden, daß ich die Unterlippe und einen Teil er Oberlippe, oberhalb der ersteren, nicht mehr sehen konnte, weil ie von den Zellen bedeckt waren.

Ich sah mich daher veranlaßt, in der Literatur über den Bau les Wimpertrichters der Oligochäten genauer nachzulesen. Da ich labei aufmerksam wurde, daß die vorliegenden Angaben den tatsächichen Verhältnissen nicht entsprechen, folgte ich einer Anregung des Ierrn Prof. Hertwig, die Segmentalorgane des Regenwurms genauer u untersuchen.

Über das Resultat dieser Untersuchung möchte ich im folgenden erichten.

Es sei mir noch gestattet an dieser Stelle Herrn Geh. Hofrat Prof. Iertwig für die Anregung zu dieser Arbeit wie auch für seine ständige Jnterstützung meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Auch Herrn rof. Goldschmidt danke ich vielmals für manche Anregung und Hilfe.

II. Material und Technisches.

Zum Gegenstand der Untersuchung wurde *Lumbricus agricola* Ioffm. gewählt.

Da die Verhältnisse bei allen bisher auf den präseptalen Teil der Nephridien untersuchten Lumbriciden die gleichen sind, so kann man vohl die entsprechenden Resultate der Untersuchung auf die gesamten umbriciden ausdehnen.

Das Material wurde hauptsächlich in den Gärten zu Großhesselohe bei München gesammelt. Dort nämlich waren die Tiere besonders groß (entsprechend auch die Trichter), was für mich bei der Kleinheit des Objektes sehr wertvoll war, um entsprechende, in bestimmten Richtungen durchgeführte, Schnittserien zu bekommen.

Die Regenwürmer wurden in ein großes Gefäß mit frischer Erde gebracht, in der auch genügend Nahrung vorhanden war. Die Erde wurde fast jede Woche gewechselt, und auch die Nahrung frisch hineingebracht.

Die Untersuchung selbst geschah teils am lebenden, größtenteils aber am fixierten Material.

Als Konservierungsflüssigkeiten dienten: Pikrinessigsäure, konzentriertes Sublimat 40° heiß, $^1/_4$—$^1/_2$%ige Lösung von Osmiumsäure und schließlich Flemmingsche Flüssigkeit. Die besten Resultate ergab die Fixierung mit Sublimat, so daß ich mich ihrer fast ausschließlich bediente. Die Regenwürmer wurden stets zuerst durch Chloroform in einer Petrischale betäubt. Um die starke Reizwirkung, die bei der Berührung der Tiere mit der Flüssigkeit sich einstellte — und die sich in einer Abgabe von einer Menge Leibesflüssigkeit äußert — zu beseitigen, wurde das Chloroform in ein kleines Gefäß in der Mitte der Petrischale gestellt, und somit jede Berührung des flüssigen Chloroforms mit der Körperoberfläche vermieden.

Die abgetöteten Tiere wurden von der Rückenseite aufgeschnitten und in physiologischer Kochsalzlösung untersucht, wenn ich die lebenden Wimpertrichter beobachten wollte, oder direkt in Sublimat konserviert. Der Darm wurde dann entfernt, auch die Sublimatlösung nach 15 bis 20 Minuten und die Trichter unter 35% Alkohol herauspräpariert.

Die fixierten Trichter wurden verschiedener Färbung unterzogen. Für Totalpräparate wurde Boraxkarmin verwendet, in einigen Fällen, wenn es darauf ankam stark das Plasma zu färben, eine Doppelfärbung Boraxkarmin + Blochmannsche Lösung. Für Schnitte wurde gewählt Boraxkarmin (jedenfalls immer als Vorfärbung), Delafields Hämatoxylin, Eisen-Hämatoxylin nach Heidenhain. Kombination von Blochmannscher Lösung mit Boraxkarmin ergab eine schöne Doppelfärbung nicht nur der Kerne und des Protoplasmas, sondern auch des Epithelgewebe (grün) und des Bindegewebes (blau). Zu meinen Zeichnungen benutzte ich fast ausschließlich mit Delafield gefärbte Präparate.

Versilberungen wurden nach der Ranvierschen Methode fertiggestellt.

Zur Untersuchung der Zellanhäufung am Trichter wurden unter anderm Injektionen verwendet mit chinesischer Tusche und mit den Geschlechtsprodukten des Regenwurms, beidesmal nach Verdünnung mit physiologischer Kochsalzlösung. Ich habe zuerst in verschiedenen Regionen des Körpers die Flüssigkeiten mittels der Pravazspritze in die Leibeshöhle eingespritzt. Es stellte sich aber bald heraus, daß es genügt in ein Segment ein genügendes Quantum Lösung hineinzuspritzen. Nach einiger Zeit findet man die Tusche, eventuell die Spermatozoen in einer großen Anzahl von Segmenten: frei in der Leibeshöhle und an den Trichtern.

Die injizierten Tiere wurden dann nach verschieden langen Zeitabschnitten abgetötet, die Trichter lebend untersucht oder nach der Fixierung, — in toto und auf Schnitten.

Die Einbettung erfolgte immer in 56—58%igem Paraffin, die Dicke der Schnitte betrug je nach dem 3—7,5 μ.

Da ich mir aus den Untersuchungen in toto oder aus Schnittserien kein deutliches plastisches Bild von dem Trichter bilden konnte, so habe ich ein Wachsmodell aus einer Serie von 55 Schnitten verfertigt. Der Kleinheit des Objektes wegen konnte ich nur einen geringen Gebrauch von den Richtungslinien nach dem BRONNS-PETERschen Verfahren machen.

III. Historischer Überblick.

Indem ich mir vorbehalte auf Einzelheiten früherer Arbeiten im speziellen Teil zurückzukommen, gebe ich hier nur einen kurzen Überblick über den Entwicklungsgang, den unsre Kenntnisse vom Bau der Segmentalorgane genommen haben.

Die Segmentalorgane der Oligochäten, haben schon in der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts die Aufmerksamkeit der Zoologen auf sich gelenkt. Während aber der postseptale Abschnitt des Nephridiums von älteren Forschern (GEGENBAUR, BENHAM) so genau untersucht wurde, daß neuere Autoren (C. SCHNEIDER, MAZIARSKI) nur noch — nicht unwesentliche — histologische Feinheiten zur Ergänzung darbringen konnten, ist der präseptale Teil, der Wimpertrichter, noch keiner genaueren Untersuchung unterzogen worden.

Im Jahre 1852 beschrieb zuerst C. GEGENBAUR in seiner Arbeit »Über die sogenannten Respirationsorgane der Regenwürmer« (52, S. 221) den Bau des Trichters eines Lumbriciden. Er sah den Anfangskanal und die Oberlippe, an derem Rande er Zellen beobachtete, die sogenannten Randzellen, die er in der Weise abzeichnet, als ob sie

die Fortsetzung der Zellen des Anfangskanals bildeten. Außerdem beschreibt er die inmitten der Reihe der Randzellen liegenden Zellen, die die Grundmasse des Trichters ausmachen.

Während d'Udekems (62) Untersuchung hinter der Darstellung Gegenbaurs zurückbleibt, erzielte 1881 Perrier (81, Taf. XIV, Fig. 12) einen Fortschritt in der Kenntnis der besprochenen Organe, indem er deutlich die peritoneale Umhüllung des Trichters abzeichnete. 1884 erkannte Vejdowský[1] (84, S. 127) zuerst, daß der Trichter aus zwei Lippen besteht. Er beschreibt ferner eine Zellanhäufung an der unteren Lippe des Trichters. 1890 erscheint die Arbeit Goelichs (90) die eine unnötige Verwirrung betreffs der Beflimmerung des Trichters herbeiführte. Benham (91) stellt zum erstenmal die mittelständige Zelle dar, die inmitten der Randzellenreihe sich befindet! Nach Benham hat sich, so viel ich weiß, nur noch C. Schneider (02) eingehend mit dem Trichter beschäftigt. Er beschreibt ziemlich genau die Oberlippe, bemerkt das Vorhandensein der unteren Lippe, stellt aber den Übergang des Anfangskanals in die Oberlippe unrichtig dar, gleich allen seinen Vorgängern[2].

Die Erscheinung der Zellanhäufung, die man von Zeit zu Zeit beobachten kann, wurde überhaupt keiner genaueren Untersuchung unterzogen. Nach Vejdovský, der ihre Zugehörigkeit zum Peritoneum vermutete, hat man sie als im Zerfall begriffene oder als rein mechanische Ansammlung von lymphoiden Zellen bezeichnet. Zuletzt hat C. Schneider (02) die Zellanhäufung als eine Falte des den Trichter umgebenden Peritoneums aufgefaßt.

IV. Der Wimpertrichter.

A. Allgemeines.

Bekanntlich bildet das Nephridium der Regenwürmer drei Schleifen von denen die letzte nach außen mündet, die erste das Dissepiment des vorausgehenden Segments durchbohrt um im Lumen dieses Segments mittels des Trichters (Nephrostoms) sich in die Leibeshöhle zu öffnen. Man kann somit am Nephridium einen postseptalen und einen präseptalen Teil unterscheiden. Kurz bevor der postseptale Schleifenkanal das Dissepiment durchbohrt, nimmt er die Struktur des präseptalen

[1] Es ist merkwürdig, daß obgleich schon 1884 Vejdovský die zwei untere Lippe beobachtet hat, sie dann erst 1902 C. Schneider wieder erwähnt.

[2] Nachdem ich die Korrektur schon erhalten habe, wurde ich mit der Arbeit Lehmann bekannt, der 1887 die Angaben Vejdovskýs über die zwei untere Lippe bestätigt.

Teils, des sogenannten Anfangskanals an. Der Anfangskanal geht in das Nephrostom über, welches man den Trichter nennt, weil es eine Ausweitung des Kanals darstellt, freilich eine Ausweitung von so kompliziertem Bau, daß von der Ähnlichkeit mit einem Trichter nicht viel übrig bleibt. Zunächst müssen wir uns vorstellen, daß die Öffnung des Trichters in der Quere ausgezogen ist (Fig. 1, 9), so daß man an ihm eine dorsale und ventrale Lippe unterscheiden kann. Die dorsale oder Oberlippe ist zugleich kaudalwärts, die ventrale oder Unterlippe oralwärts gestellt. Die Oberlippe ist viel mächtiger entfaltet als die Unterlippe, welche zugleich in die Concavität der Oberlippe eingebuchtet ist.

Um eine richtige Vorstellung vom Aufbau des Organs zu bekommen muß man in drei senkrecht zueinander orientierten Richtungen Schnitte anfertigen — Querschnitte, Sagittal- und Frontalschnitte. Wir wollen Querschnitte solche Schnitte nennen, die senkrecht zum Verlauf des Kanals geführt sind, Sagittal- und Frontalschnitte sind dann im Verlauf des Kanals geführt, Sagittalschnitte in der Weise, daß sie Ober- und Unterlippe gleichzeitig treffen, Frontalschnitte in der Weise, daß sie der Richtung von Ober und- Unterlippe parallel verlaufen.

B. Der Anfangskanal.

Der Anfangskanal, ein einfaches Rohr, hat im allgemeinem einen kreisförmigen Querschnitt. Wir unterscheiden an ihm ein sein Lumen auskleidendes Epithel und einen peritonealen Überzug. BENHAM (91) beschreibt das Epithel als eine einzige Reihe vom Lumen des Kanals durchbohrter Zellen und schreibt dem Kanal eine intracelluläre Lage zu. In der Tat bekommt man auf dem Querschnitt immer nur eine Zelle zu sehen; die Kerne derselben liegen alternierend links und rechts vom Lumen[1] (Textfig. 1).

An den Zellen des Anfangskanals sind Zellgrenzen nicht zu bemerken, auch konnte ich sie nicht nach Behandlung mit Silbernitrat feststellen[2]. Das Plasma dieser Zellen ist sehr feinwabig und zeigt,

---

[1] Ich möchte bemerken, daß den Anschauungen von dem prinzipiellen Gegensatz zwischen dem inter- und intracellulären Aufbau der Kanäle jede Stütze genommen würde durch den Beweis, daß es sich hier nur um ein weiteres Auseinanderrücken oder um ein engeres Zusammendrängen der Wandzellen handelt: im ersteren Fall haben wir einen inter-, im zweiten einen intracellulären Kanal.

[2] BERGH (01) ist es gelungen die Zellgrenzen an dieser Stelle nachzuweisen. Ich versuchte dieselbe Versilberungsmethode anzuwenden wie BERGH, aber erzielte an meinem Objekt keine Resultate. Die Angabe BERGHS, daß im Anfangskanal Kerne nicht nur rechts und links, sondern auch oben und unten sich be-

nur mit starken Vergrößerungen erkennbare, sehr feine Granulationen. Jede Zelle besitzt einen großen ovalen Kern (Fig. 1, 8), der mit einem oder mehreren Nucleoli versehen ist, die schon am nicht gefärbten Material gut sichtbar sind. Das spärlich noch vorhandene Chromatin ist auf dem Kernnetz in feinen Körnchen ausgebreitet. Die Kerne liegen nur in den Seitenwänden des Anfangskanals und sind so angeordnet (Fig. 8), daß man auf einem Querschnitt nur einen Kern zu sehen bekommt und zwar alternierend auf der rechten oder linken Seite. Die Zellen, von denen jede einen Teil des Kanals im ganzen Umfang begrenzt, sind also so angeordnet, daß auf eine kernhaltige Partie der oberen Zelle eine kernlose der unter ihr liegenden Zelle folgt Aus der (weiter unten noch zu besprechenden) Art der Beflimmerung muß man schließen, daß die kernhaltige Seite der Zelle im Querschnitt viel breiter und im Längsschnitt durch den Kanal viel länger ist, als die kernlose, so daß man auf einem Querschnitt durch den Anfangskana zwei Zellen bekommt, wie es das Schema (Fig. 8) erläutert.

Es kommt ab und zu vor, daß bei einem, ganz richtig geführten Querschnitt, man zwei Kerne sehen kann. Das kommt dann zustande wenn das Nephrostom der Form nach unregelmäßig ist. Dadurch komm die eine Hälfte des Kanals mehr nach oben bzw. nach unten zu liegen Die gegenseitige Lage der Seitenwände und damit der Kerne ver schiebt sich, und einige von den letzteren an der einen Seite der Kanal wand können gerade gegenüber einigen Kernen an der andern Seit liegen, (Fig. 10) was auf den Querschnitten durch den Anfangskana die zwei Kerne (links und rechts) zeigen, zum Ausdruck kommt. Dies Unregelmäßigkeiten des Organs kann man sich dadurch erklären, daß b starken Kontraktionen des Regenwurms der Flimmertrichter stark hi und herbewegt wird, wobei die relative Lage der Teile sich verschieb

Auf die Seitenwände des Anfangskanals, in denen ausschließlic die Kerne liegen, sind auch die Wimpern beschränkt, welche links u rechts eine longitudinale Reihe bilden. Sie entspringen von ein cuticularen Längsleiste, die ungefähr (je eine) $^1/_6$ des ganzen Ur kreises des Kanals in Anspruch nimmt. Die zwischen den beiden Läng leisten liegenden Strecken des Kanals sind flimmerlos (Textfig. 7).

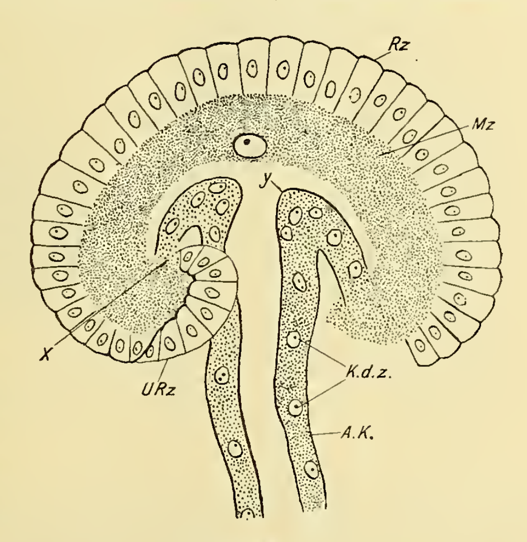
Da die Flimmern nur von der kernhaltigen Seite der Zelle en springen und da die Flimmerstreifen nirgends unterbrochen sin, muß man eben auf die oben erläuterte Anordnung der Zellen schließ (s. S. 139).

finden, scheint mir sehr zweifelhaft zu sein. Jedenfalls an dem Objekt, das i untersucht habe, sind sie zweifellos in der oben beschriebenen Weise angeordn.

Im weiteren Verlauf ist der Aufbau der Kanalwände sehr kompliziert[1]. Während die Unterlippe die direkte Fortsetzung der ventralen Wand des Anfangskanals darstellt, ist die Oberlippe dadurch charakterisiert, daß zu den Zellen des Nephridialrohrs ein besonderes, der Oberlippe eigentümliches, Zellmaterial hinzutritt. Ich werde zuerst den Bau der Oberlippe schildern, und dann das Ineinandergreifen beider Teile (des Kanals und Nephrostoms) klarzulegen versuchen.

C. Die Oberlippe.

Das der Oberlippe eigentümliche Zellmaterial setzt sich aus zwei Teilen zusammen. Nach außen liegt eine Reihe randständiger Zellen (Textfig. 1, Fig. 1 *Rz*), die man mit Unrecht Cylinderzellen nannte: denn die Längsachse dieser Zellen ist kurz, lang ist dagegen die zu ihr senkrecht verlaufende, zur Oberfläche der Zellen parallele Achse. Man sollte sie deshalb als riemenartig gestaltete Zellen bezeichnen. Auf ihrer dem Lumen des Kanals zugewandten Seite sind sie beflimmert und bewirken, in Gemeinschaft mit andern beflimmerten Teilen an der Oberlippe, das Bild, welches Gegenbaur den Anlaß gab, von »einem vom Winde bewegten Kornfelde« zu sprechen. Die Richtung des Wimperstromes ist von der Oberlippe nach dem Anfangskanal, von diesem nach dem postseptalen Schleifenkanal zu gerichtet. Die Flimmern entspringen von einer feinen Membran, der Cuticula, wie wir es ähnlich am Anfangskanal gesehen haben. In ihrer

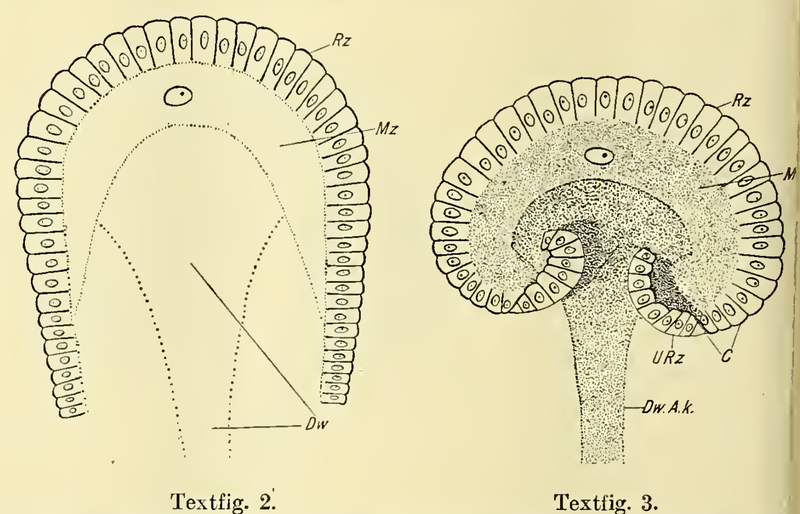


Textfig. 1.

Idealer Frontalschnitt durch den Trichter gezeichnet nach einem Totalpräparat. An der rechten Seite sind die umgebogenen Randzellen eingezeichnet. Die Abbildung zeigt die fontainenartige Umbiegung der Kanalzellen (*y*), die mit der mittelständigen Zelle in Verbindung treten (mit *x* bezeichnet). *Rz*, Randzellen; *Mz*, mittelständige Zelle; *U.Rz*, die Stelle der Umbiegung der Randzellen; *A.K*, Anfangskanal; *K.d.z*, Kerne der Kanalzellen.

[1] Den peritonealen Überzug des Anfangskanals werde ich in Gemeinschaft mit dem des Nephrostoms besprechen.

Gesamtheit haben diese randständigen Zellen die Form eines Hufeisen (Textfig. 2), dessen Enden nach einwärts derart gebogen sind, daß si erheblich über das Niveau des übrigen Abschnitts hervorragen (Text fig. 1, 3). Die flimmernden Ränder dieser umgebogenen Zellen sin nach auswärts gewandt. Der Verlauf der Cuticula (*c*) am Rande de Zellen gibt darüber deutliche Auskunft (Textfig. 1, 3; Fig. 14). Auc auf dem Modell ist es zu erkennen (Fig. 9). Das Plasma der riemer artigen Zellen ist mehr homogen, als das der Kanalzellen und im Gegen satz zu diesen sind die Zellgrenzen an ihnen sehr deutlich. Jede Zel besitzt einen ovalen Kern, selten kommen in einer Zelle zwei Kern vor. Jeder Kern besitzt einen oder zwei Nucleoli, das spärlich noc



Textfig. 2. Textfig. 3.

Schemata, die die Umbiegung der Randzellen an der Oberlippe erläutern. Textfig. 2 zeigt ie Oberlippe des Trichters, an der die Randzellen auseinandergebogen gezeichnet wurden. *Dw*,)r-salwand des Anfangskanals. Andre Bezeichnungen wie in der vorherigen Figur.

vorhandene Chromatin ist auf dem Kernnetz in feinen Körnchen as-gebreitet. Diese Kerne ähneln sehr denjenigen des Anfangskans: der Größe und auch der Anordnung des Chromatins nach; dies ng wohl die Ursache gewesen sein, daß man die Zellen des Anfangskarls immer in Verbindung mit den Randzellen brachte (siehe C. Schneidr, 02, S. 419, Fig. 389). Die Größe der Randzellen und ihrer Keie nimmt von den nach einwärts gebogenen Enden des Hufeisens is nach der den Convexteil des Hufeisens bildenden Mitte etwas an Gr3e zu. Doch kommt es vor, daß man den Größenunterschied kaum e-merkt. Jedenfalls ist es nicht ganz richtig, wenn Benham schrbt

(l. c. S. 302): "The centripetal marginals (so nennt BENHAMM die umgebogenen Randzellen. B. d. V.) gradually decrease in size as the centre is approached, and become cubical, while the nucleus becomes round"; denn das, was er da beschreibt, sind die Zellen und die Kerne von oben gesehen, wie sie bei der Umbiegung zu liegen kommen, und deshalb scheinen die ersteren kubisch, die letzteren rundlich zu sein.

Inmitten des Hufeisens (das die Randzellenreihe bildet) liegt eine unpaare riesengroße Zelle, die den zweiten Bestandteil der Oberlippe bildet. Man bezeichnet sie als die mittelständige Zelle[1]. Das Plasma dieser Zelle ist ziemlich fein granuliert, der in Einzahl vorhandene Kern, liegt im allgemeinen in ihrer Mitte und unterscheidet sich von den oben besprochenen Kernen der Kanalwand und der Randzellen nur dadurch, daß er größer ist, dementsprechend auch der Nucleolus. Auch seine Form ist nicht immer regelmäßig oval. Die ganze Zelle ist beflimmert, die Flimmern entspringen ebenfalls von einer Cuticula, die sich durch eine scharfe Linie von dem weiter nach unten liegenden Gewebe abgrenzt. Die früher schon kurz erwähnte der Unterlippe eingelagerte Zellanhäufung ist oft so stark entwickelt, daß sie die Oberlippe bedeckt, so daß es schwer fällt, sogar den sonst so deutlich sichtbaren Kern der Centralzelle zu finden. Der Nucleolus aber, der mit Kernfarbstoffen sich stark färbt, verrät fast immer seine Existenz.

Die älteren Forscher bis auf BENHAM (l. c. S. 302) erwähnen nichts von dieser Zelle. Es ist möglich, daß die starke Entwicklung der Zellanhäufung daran schuld war, daß sie den Kern und damit die ganze Zelle nicht bemerkten.

Es wurde schon früher hervorgehoben, daß sich die dorsale Wand des Anfangskanals in die Oberlippe fortsetzt. Sie reicht bis an die mittelständige Zelle heran und der cuticulare Saum am unteren Rande dieser Zelle bildet eine deutliche Grenze zwischen den beiden Gebilden (Fig. 1, Textfig. 3, 7). Diese in die Oberlippe hineinreichende dorsale Wand des Kanals ist kern-, flimmerlos und entbehrt der Cuticula, da diese, wie schon früher gezeigt wurde (s. S. 140), nur an den Seitenwänden des Kanals vorhanden sind. An dem Mangel der hervorgehobenen Bestandteile kann man an Quer- und Längsschnitten sofort merken, daß man in das Gebiet der dorsalen Wand gelangt ist, welche, wie aus den Schnitten leicht ersichtlich (Fig. 1) auch besonders dünn ist. Das ist auch der Grund, daß dieser Teil der dorsalen Wand tiefer liegt, als die mittelständige Zelle, wenn man

[1] Auf die Bedeutung dieser Zelle werde ich in der Schlußbetrachtung eingehen.

die Oberlippe in der Weise betrachtet, daß sie mit der beflimmerten Seite nach oben gewandt ist (Textfig. 3).

D. Das Ineinandergreifen der Kanalwände und des Nephrostoms.

Die Art, wie die Seitenwände des Anfangskanals sich in das Nephrostom verlängern, macht dem Verständnis große Schwierigkeiten und ist auch schwer darzustellen[1]. Untersucht man einen genau durch die Achse des Nephrostoms geführten Frontalschnitt, so sieht man links und rechts die Zellen fontänenartig emporsteigen und nach außen wieder abfallen um den Anschluß an die seitlichen Partien der Mittelzelle zu erreichen (Textfig. 1). Sie stehen aber in keiner direkten Verbindung mit den nach einwärts eingebogenen riemenartig gestalteten Randzellen. Eine derartige Verbindung ist unmöglich: weil die eingebogenen Enden des Hufeisens in einer andern Ebene liegen als die seitlichen Streifen. Diese ragen ja, wie ich schon hervorgehoben habe, über das Niveau der übrigen Teile hervor, während die seitlichen Streifen in dieser Ebene selbst liegen[2].

Wie im übrigen Verlauf des Kanals so sind auch im Bereich dieser Übergangszone die Seitenwände dadurch ausgezeichnet, daß sie Kerne enthalten, von einer Cuticula überzogen sind und Flimmern tragen (Textfig. 1, Fig. 1).

Für die Art, wie die ventrale Wand des Kanals sich in die Unterlippe verlängert, gilt Ähnliches, wie ich es von der dorsalen Wand an der Oberlippe geschildert habe. Die Zellen sind auch hier (wie überhaupt an der ventralen Wand) ohne Kerne und ohne Flimmern, daher ist die Unterlippe flimmerlos und enthält keine Kerne (Textfig. 7), außer solchen, die der Cölomauskleidung und dem Bindegewebe angehören, auf die ich noch zurückkomme. Auch ist der epitheliale

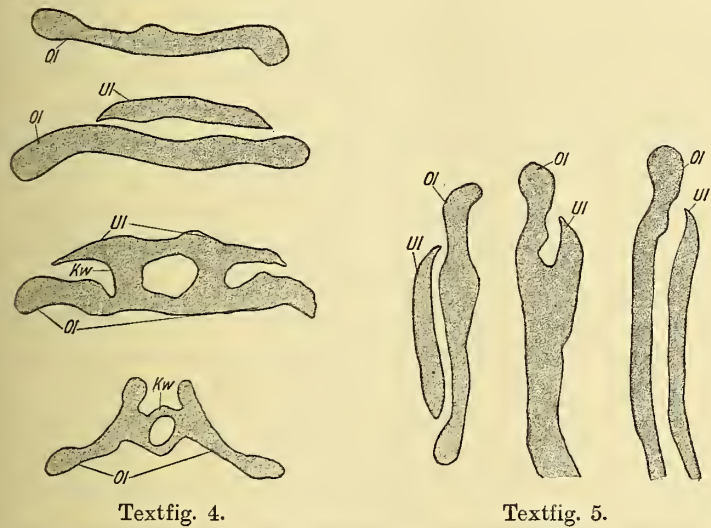
---

[1] C. Schneider (02, S. 418) sagt »die seitlichen Gangflächen enden wie abgeschnitten«. Er bildet aber diese Wände selbst ab (bis zu einer gewissen Stelle in der Oberlippe sogar richtig), — er hat also bloß nicht gemerkt, daß das eben die emporsteigenden Seitenwände des Anfangskanals sind.

[2] Diesen Fehler, daß man die Zellen des Anfangskanals mit den Randzellen der Oberlippe in Verbindung setzte, machten alle Verfasser, die den Bau des Trichters untersuchten. Nur Gegenbaur bildet an der (in der Zeichnung) rechten Seite des Trichters den Verlauf der Seitenwände in den Bereich der Oberlippe fast richtig ab. Die linke Seite aber zeigt, daß der Verfasser doch in den obenerwähnten Fehler verfiel. Er war gewiß selbst im Unklaren darüber. Wie wir später sehen werden, war die Ursache dieses Fehlers die Tatsache, daß man den Bau der Unterlippe nicht genau untersuchte.

Teil der Unterlippe sehr dünn und unansehnlich, zumal als im Bereich der Unterlippe nichts existiert, welches den riemenartigen Zellen und der Centralzelle der Oberlippe verglichen werden konnte.

Ich glaube, es ist jetzt klar, warum ich gesagt habe, daß der Grund der bisherigen falschen Darstellungen des ganzen Trichters darin gegeben sei, daß man die Unterlippe nicht bemerkte oder ihren Bau nicht untersuchte. Denn wenn das geschehen wäre, so hätte man auch gesehen, daß die *letzten* (nach einwärts) *umgebogenen Randzellen nicht in die Zellen des Anfangskanals übergehen*, sondern, daß sie so zu sagen *einen Stützpunkt der Unterlippe*



Textfig. 4. Textfig. 5.

Eine Serie schematischer Quer- (4) und Längsschnitte (5) durch den Trichter, die seinen Aufbau erläutern. *Kw*, Kanalwand. Andre Bezeichnung wie in der vorigen Figur.

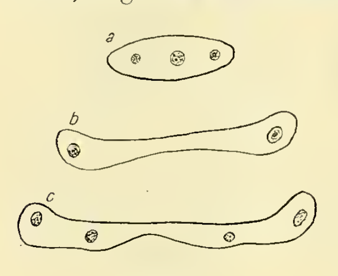
verleihen. Dann aber ist nur noch ein Schritt zum richtigen Verständnis des ganzen Baues des Trichters.

Die *Trichteröffnung*, die die Kommunikation der Leibeshöhle mit dem Kanal vermittelt, befindet sich zwischen den beiden Lippen. Die Art ihrer Ausbildung ist aus der Serie der Querschnitte, die zur Erläuterung des Modells dienen, leicht ersichtlich (Textfig. 4, 5).

Es ist merkwürdig, wie die früheren Forscher sich die innere Öffnung des Nephridiums gedacht haben. Die älteren, die die Unterlippe nicht gesehen haben, stellen sie so dar: Während die dorsale Wand des Kanals sich fächerförmig ausbreitet und die Oberlippe bildet, ist *die ventrale Wand am Beginn des Nephrostoms wie abgeschnitten und bildet an dieser Stelle die Öffnung* (Gegenbaur,

53, Taf. XII, Fig. 2; Goehlich, 90, Taf. XIV, Fig. 11). Nur Vejdovský beschreibt die Öffnung zutreffend (84, S. 128): »In der Profillage sieht man aber, daß der Trichter zweilippig ist . . . Zwischen beiden vertieft sich das Organ zur Bildung des Flimmerkanals.« Um so merkwürdiger ist es, daß Benham (91, S. 299), der die Arbeit Vejdovskys zitiert, folgendes schreibt: “. . . for no existing drawings or description give any clue to the real mode of communication between the coelom and the nephridial tube«. Benham dachte sich die Öffnung ganz anders, aber dies wird weiter unten zu erläutern sein, wenn ich weitere Tatbestände klargelegt habe.

Wenn man den Trichter in toto vor sich hat, so sind einige merkwürdige Erscheinungen an ihm zu bemerken, die auf den ersten Blick unverständlich sind, nämlich: die zwei hellen Halbringe am oberen und unteren Rand der mittelständigen Zelle, und die am letzteren Halbring besonders stark ausgebildete Beflimmerung. Ich will es an der Hand von Querschnitten durch den Trichter zu erläutern versuchen. Die ersten Schnitte, die die Randzellen mit ihren Kernen getroffen haben, sind an allen Stellen gleich breit (Textfig. 6 *a*). Die folgenden Schnitte, die einen Übergang zur mittelständigen Zelle bilden, zeigen an beiden Enden dieselbe Breite, als die ersten Schnitte, in der Mittelzone aber eine etwas geringere, was sich am Querschnitt durch eine schwache Einbuchtung kundgibt (Textfig. 6 *b*). Diese Erscheinung kommt dadurch zustande, daß der Kern im allgemeinen am Rande der Zelle liegt, und dieser Teil der Zelle auch angeschwollen ist. Wenn man also an der Grenze der mittelständigen Zelle angelangt ist, so trifft der Schnitt die oberen Randzellen nur in ihrem kernlosen Teil, während die seitlichen Randzellen fast der ganzen Länge nach geschnitten sind (siehe Anordnung der Randzellen in der Fig. 1). Die beiden Enden des Schnittes sind deshalb breiter als die Mittelzone. In der Ansicht in toto drückt sich dieser Unterschied darin aus, daß die kernlosen Partien der Randzellen dicht an der mittelständigen Zelle den oberen hellen Halbring bilden (Fig. 1, *I*). Dieser Halbring ist allerdings oft sehr schwach und schwer wahrnehmbar.



Textfig. 6.
Schematische Querschnitte durch den Trichter zur Erläuterung wie die zwei hellen Halbringe an ihm zustande kommen.

Wir lassen unbeachtet eine Reihe von Schnitten, die die mittelständige Zelle getroffen haben und gelangen zu einem, der unmittelbar auf den Schnitt folgt, der eben noch die mittelständige Zelle getroffen hat. (Textfig. 6 *c*.) An den beiden Enden des Schnittes sind wieder die seitlichen Randzellen der Länge nach getroffen mit derselben Verbreiterung wie in den ersten Schnitten. Eine kleine Mittelzone aber zeigt eine starke Einbuchtung. Wir haben die dorsale Wand des Kanals getroffen, die in ihrem weiteren Verlauf an die mittelständige Zelle heranreicht (Textfig. 3). Wie aus der Einbuchtung des Schnittes ersichtlich und wie schon hervorgehoben wurde, ist sie an dieser Stelle besonders dünn. Die im Bereiche der Oberlippe fontänenartig sich umbiegenden Seitenwände des Anfangskanals überlagern den größten Teil der erwähnten dorsalen Wand (deshalb ist die Verbreiterung am Schnitt viel länger als die Randzelle reicht), und lassen von ihr nur das Stück frei, welches zwischen ihnen und der mittelständigen Zelle liegt[1] (Textfig. 1, Fig. 1, *II*). Die nicht überdeckte Zone entspricht dem obenerwähnten zweiten hellen Halbring.

In diesem hellen Halbring sah eben Benham (l. c. S. 302) die Öffnung des Trichters. "The actual mouth of the funnel in communication between the coelom and the nephridial tube is, therefore, placed between the inner edge of the central cell (mittelständige Zelle. B. d. V.) on the one side (the fine line a in fig. 4) and the outer edge of the grooved centrifugal cells (fontänenartig umbiegende Zellen) of the other (the fine line *b*)." Ich möchte bei dieser Gelegenheit auf die merkwürdige Nomenklatur Benhams eingehen. Bei Beschreibung der Zellen des Anfangskanals und der Seitenwände, die im weiteren Verlauf der Kanalwände im Bereiche der Oberlippe fontänenartig umbiegen, sagt er folgendes (l. c. S. 299): "Arrived at the centre of the funnel, or thereabouts, the two wells suddenly diverge, each bending outwards, and then sharply backwards nearly parallel to its former course (fig. 4). The true 'draine-pipe' (durchbohrte Zellen. B. d. V.) cells cease at this point of divergence. The backwards by directed, or 'centrifugal cells', as they may be termed, are merely grooved . . . .". Er nennt also die Zellen die den Anfangskanal umschließen "»drain-pipe« cells" im Unterschied zu den seitlichen Wänden derselben Zellenfolge die im Bereich der Oberlippe fontänenartig umbiegen und die er als "grooved or »gutter« cells" bezeichnet. Woher diese Auffassung stammt wird wohl jetzt klar sein. Benham sieht eben nicht, daß die

[1] Es ist selbstverständlich, daß auch der Teil der dorsalen Wand frei bleibt, der zwischen den Seitenwänden liegt.

"gutter cells" nur Teile der Zellenreihe sind, die den Anfangskana bilden und also im Bereich der Oberlippe nicht mehr "drainpipe cells sein können.

Ich komme nun zum letzten Punkt, zur Erläuterung der stärkere Bewimperung des Trichters an dem zweiten, oben besprochenen helle Halbring (Fig. 1). Diese ist dadurch gebildet, daß an den betreffe den Stellen zwei Reihen von Wimpern zusammentreffen: die eine - von der mittelständigen Zelle, die andre von den fontänenartig un biegenden Zellen, die, wie gesagt, auch beflimmert sind.

Goehlich (l. c. S. 163) beschreibt besondere Stränge von starke Cilien, die er am Trichter beobachtet hat. »Man sieht häufig, daß vo dem Schlunde des Trichters aus bis an den äußersten Rand dunk Streifen in verschiedener Zahl und Breite sich hinziehen. Sie erweise sich bei näherer Betrachtung als Stränge von starken Cilien, welc länger sind als die Wimpern, die man anderwärts im Trichter wah nimmt. Mitunter scheint es, daß diese Wimperschnüre auf der Auße fläche von Röhren oder Falten . . . . festsitzen.« Es ist ja oft d Fall, daß man am Trichter eine oder mehrere Randzellen vermiß. Goelich (l. c. S. 193) bringt diese Erscheinungen in einen enger Zusammenhang mit den »Wimperschnüren«. »Es ist nun schw zu entscheiden, ob die starken Wimperschnüre aus dem Schlunde d Trichters vordringend die Cylinderzellen (riemenartig gestaltete Zelle B. d. V.) zerstören, oder ob sie erst auftreten, wenn eine Randze bereits in der Auflösung begriffen ist«. Denn, meint der Verfass, »Ein ander Mal wieder scheint es, daß sie (die Wimperschnüre, B. d. V) erst da auftreten, wo bereits etwas zerstört worden ist und daß e in diesem Falle die Funktion der zerstörten Zellen übernehmen. . . . . denn meist bemerkt man an den Trichtern, welche solche Schnüre aufweisen, wie allein die starken Flimmern dieser sich bewegen, während alle übrigen Wimperhaare in Ruhe verharren. . . . Übrigens sind e im Grunde fast jeden Trichters zu entdecken, denn quer an da Wänden hin, ziehen sich dort Schnüre von stärkeren Wimpern als die übrigen Stellen aufweisen (von mir gesperrt, B. d. V). Das ist nun unrichtig und Benham (l. c.) hat zum Teil ganz mit Recht darauf die Antwort gegeben: "Goelich describes and figures one or two rows of specially long cilia radiating from the centre. These I have never seen, although I have had under observation hundreds of nephridial funnels . . . and have examined carefully dozens for this very purpose. The appearance figured by Goehlich is due to a crumpling of the funnel — an action to which it is liable on being covered by

a glass slip, — so that there will be caused radial folds, the cilia of which will then be seen sideways instead of from above, will therefore be more distinct, and will appear longer. There are normally no such longer cilia or such radiating lines."

Das letzte ist auch unrichtig. Denn es gibt wirklich in der Beflimmerung des Trichters Eigentümlichkeiten, welche die irrtümliche Deutung GOEHLICHS hervorgerufen haben, das ist nämlich die besonders starke Bewimperung im zweiten hellen Halbring, die BENHAM entgangen ist[1]. Diese aber ist keine vorübergehende, oder unter besonderen Bedingungen sich zeigende Erscheinung, sondern der Sachlage nach ein charakteristisches Merkmal des Trichters.

E. Der peritoneale Überzug des Trichters.

Kanal, Ober- und Unterlippe sind auf ihrer dem Cölom zugewandten Seite vom Peritoneum überzogen (Fig. 1, 2, 3 *p*). Dieses besteht aus einer Anzahl von Zellen, deren Grenzen nicht sichtbar sind, so daß man zuerst geneigt ist, das ganze für ein Syncytium zu halten. Aber schon eine gewöhnliche Quellung des Gewebes durch Wasser bringt die Zellgrenzen zum Vorschein und die Versilberung zeigt sehr deutlich, daß man es hier mit einem Gewebe von mehr oder weniger polygonalen Zellen zu tun hat. Schon BERGH (1901) machte die Versilberungsversuche und seine Resultate sind ganz den meinigen ähnlich, so daß ich auf seine Bilder verweise (l. c., Taf. XXXIII, Fig. 20). Vom Anfangskanal geht das Peritoneum ohne Unterbrechung auf die Oberlippe und Unterlippe über. In der ersteren reicht es ungefähr bis zur Hälfte der Randzellen, die Unterlippe bedeckt es ganz (Fig. 2). Die Kerne dieser Zellen sind kleiner als die der Rand- und Kanalzellen und auch der Form nach verschieden. Während die ersteren stets regelmäßig oval aussehen, bieten die letzteren eine Mannigfaltigkeit von Formen: oval, ellipsoid — schnüren sie sich oft in der Mitte ein, so daß sie wie ein Halbmond oder wie gebogene Hanteln aussehen. Man dachte früher, daß dies eine Einleitung zur Zellteilung ist, jedoch, wie es schon ROSA (98) zeigte, ist es unrichtig. Die Kerne zeigen eine viel kompaktere Chromatinmasse als die der Kanal- und Randzellen, den Nucleolus kann man nur an Schnitten beobachten, und selbst da habe ich ihn oft nicht gesehen.

Unter dem Peritoneum liegt das Bindegewebe (Fig. 2, 3 *Bg*).

[1] Daß ich mit meiner Behauptung recht habe, kann man sich leicht überzeugen, wenn man die von mir gesperrten Worte GOEHLICHS mit seiner l. c. Fig. 11, Taf. XIV vergleicht.

Schneider bezeichnet es (02) als homogen, doch zeigt es besonders an der Oberlippe stark faserige Anordnung.

Das Bindegewebe läßt sich so weit verfolgen wie das Peritoneum selbst, nur an der Unterlippe ist es sehr schwach, an ihrem Rande of überhaupt nicht entwickelt. Hier legt sich das Peritoneum dicht de Unterlippe an und einige, oft viele Peritonealzellen senken sich in si hinein (Fig. 2, 3). Dies hat schon G. Schneider (l. c., S. 419) her vorgehoben. Eine ähnliche Erscheinung beschreibt C. Schneidei (96, S. 380) bei *Euaxes* »In der lateralen Lippe (Unterlippe, B. d. V. bemerkt man aber immer in großer Menge kleine, sehr dunkel gefärbt Kerne, welche zum Teil Peritonealzellen anzugehören scheinen, zur Teil aber den Eindruck machen, als seien sie die Kerne eingedrungene Leucocyten.« Wie diese Täuschung — daß die Kerne den Leucocyte gehören — möglich war, werde ich weiter unten zeigen.

Ich habe die Beobachtung gemacht, daß die stärkere oder schwä chere Ausbildung des Bindegewebes mit der des Peritoneums Han in Hand geht. Sogar an der Unterlippe, wo man es sonst sehr schwac entwickelt vorfindet, ist es ganz deutlich nachweisbar, wenn das Per toneum stark in Wucherung begriffen ist (Fig. 3 *bg*). Sollte hie vielleicht ein genetischer Zusammenhang vorliegen?

Nachdem wir den Trichter und seine peritoneale Umhüllung aus einander zu halten gelernt haben, möchte ich versuchen, die diesbezüg liche irrtümliche Vorstellung Gegenbaurs und Goehlichs klarzulege An der Stelle, wo wir die mittelständige Zelle der Oberlippe liege sahen, bemerkten die beiden Autoren eine Reihe von Zellen, die de erste von ihnen folgendermaßen beschreibt (l. c., S. 224): »Weit nach innen gegen die Öffnung zu (von den Randzellen zu de Trichteröffnung, B. d. V.) folgen dann rundliche Zellenformen, welc gleichsam die Grundlage des Organs ausmachen und auch teilwei auf die randständigen Cylinderzellen deckend hinüberragen«. I gleicher Weise beschreibt sie auch Goehlich (l. c., S. 162): »Die weit nach innen folgenden Zellen, welche die Grundmasse des Trichte bilden sind polygonal, oft rundlich und haben einen weniger deutlic erkennbaren Kern als die Cylinderzellen«. Benham (l. c., S. 30 deutet diesen Fall so, das, was die beiden Verfasser beschreiben, s die Zellansammlung am Nephrostom, die seiner Meinung nach keinem Zusammenhang mit dem eigentlichen Trichter steht. "... th space (zwischen den Randzellen und den fontänenartig umbiegende is usually figured, as by Goehlich, by d'Udekem . . ., and others, being occupied by numerous small rounded cells, considered as co

stituents of the funnel; these cells are, in thruth, the »debris‘ (Zellansammlung, B. d. V.) and have no structural relation to the funnel". Ich glaube nicht, das dem so ist. Denn aus den Bildern der erwähnten beiden Verfasser kann man erkennen, daß sie die Zellen der peritonealen Umhüllung, an der Stelle wo die mittelständige Zelle liegt, beschrieben haben und sie unrichtig als in der Oberlippe selbst liegend abzeichneten. Besonders was GOEHLICH betrifft, steht dies ohne jeden Zweifel. Ich verweise auf die Fig. 11, Taf. XIV, und die dazu gehörigen Worte des Textes, wo es heißt (l. c., S. 163): »Oft beobachtet man auch, daß sich die langen Cylinderzellen am Rande ablösen und unter ihnen die kleinen polygonalen Zellen zum Vorschein kommen . . . Sie setzen sich bis in das Trichterrohr (Anfangskanal, B. d. V.) fort und verschwinden erst da, wo die Capillaren anfangen.« Wenn man alles dies beachtet, so ist es klar, daß er damit die peritoneale Umhüllung meint. GEGENBAUR, der die Kanalzellen von der peritonealen Umhüllung noch nicht unterscheidet, meint, daß die »rundlichen« Zellen an der Oberlippe auch den Kanal bilden (l. c., S. 224): »Dieselben Zellenformen setzen dann das ganze frei in die Bauchhöhle hineinragende Endteil des Schleifenkanals zusammen.« GOEHLICH vermutet sogar, daß diese rundlichen (peritonealen) Zellen den Rand- und Kanalzellen die Entstehung geben.

V. Über die lymphoiden Anschwellungen an den Nephridien.

Das im obigen geschilderte Bild des Trichters zeigt oft ein abweichendes Aussehen, insoweit, als man große Zellansammlungen an hm beobachtet. An der Unterlippe bemerkt man eine Zellenmasse, lie besonders an ihrem Rande solche Dimensionen annehmen kann, laß der ganze obere Teil des Trichters unsichtbar wird, weil er mit liesen Zellen bedeckt ist. Die Zellanhäufung kommt auch in der Mitte der Unterlippe vor; zwar sehr schwach entwickelt, so daß es iner genaueren Prüfung bedarf, um sie hier festzustellen. Außer der ellanhäufung am Nephrostom findet man Anschwellungen im Veruf des Anfangskanals, welche ebenfalls auf Zellwucherung zurückuführen sind (Fig. 4). Die Zellen liegen zwischen Peritoneum und er Kanalwand; wenn sie in großer Zahl vorhanden sind bilden sie albkugelige Ausbuchtungen der Peritonealwand, je eine links und echts. Diese Bildungen wollen wir nun ausführlicher besprechen. evor ich aber zu der eignen Untersuchung übergehe, möchte ich die isherigen Deutungen dieser Gebilde schildern.

Historischer Überblick. Wenn man meiner Deutung zustimmt, daß GEGENBAUR und GOEHLICH nicht die Zellansammlung, sondern das Peritoneum meinten, als sie die Zellen, die »die Grundmasse des Trichters bilden« beschrieben, so kommen diese zwei Autoren in dieser Frage nicht in Betracht. Zuerst entdeckte 1884 VEJDOVSKÝ die in Rede stehenden Zellwucherungen. Er beschreibt sie folgendermaßen (84, S. 128): »In der unteren Lippe des Wimpertrichters sind die Cylinderzellen etwas niedriger und sind auch schwieriger zu untersuchen, da sie von oben her mit einem Häufchen von scharf konturierten runden oder ovalen . . . Kernen bedeckt sind[1]. Ich kann nicht entscheiden, welche Bedeutung die Kernansammlung am Wimpertrichter hat; hat man es hier mit den Peritonealkernen zu tun oder entsprechen sie den in den Gefäßanschwellungen vorhandenen Körperchen[2]. Das sind Fragen, die ich derzeit nicht zu beantworten vermag.«

Aber der gute Weg zur Untersuchung dieser Erscheinung, den VEJDOVSKÝ zeigte, wird schon 1891 von BENHAM verlassen. Er betrachtet die Zellanhäufung als die Trümmer von lymphoiden Zellen die an den Trichter herangekommen sind um nach außen befördert zu werden (l. c., S. 298). »Another phenomenon, which, indeed renders the interpretation of the central portion of the funnel difficult is the collection of a mass of coelomic corpuscles in the funnel. . . . but a careful examination . . . has convinced me that these cells do not belong to the funnel, but are cells of the coelomic fluid in some cases dead or dying, which will probably be carried to the exterior. . . In the fresh state this group of cells or 'débris' appears darker and less transparent than the cells of the funnel." Etwas anders faßt die Sache 1898 CUÉNOT (98, S. 106) auf, insoweit als er nicht glaubt, daß diese Zellen durch den Trichter nach außen befördert werden, sondern daß der Zellklumpen durch eine rein mechanische Ansammlung von Lymphzellen gebildet wird, die, wenn in einer größeren Zahl vorhanden, in die Leibeshöhle zurückfallen. «Assez souvent on voit sur le pavillon vibratile une masse plus ou moins grosse, fixée sans doute à quelques cils, formée d'amibocytes et de particules phagocytées (pl. V, fig. 23 *p*) beaucoup d'auteurs pensent que cette masse finit par passer dans

[1] Daß VEJDOVSKÝ Cylinderzellen an der Unterlippe zu sehen glaubte, ist eine Täuschung, hervorgerufen durch die Zellenansammlung.

[2] Wir werden weiter unten sehen wie richtig diese Vermutung VEJDOVSKÝs war.

néphridie; mes experiences montrent que cela est impossible[1]. S'il se forme souvent un agrégat de phagocytes au voisinage du pavillon, ce doit être pour une raison purement mécanique; . . . lorsque l'agrégat ainsi formé devient trop volumineux pour rester suspendu, il doit tomber dans le coelome . . .». Zuletzt äußert sich in dieser Angelegenheit 1902 C. Schneider, indem er den Lappen, als eine peritoneale Falte bezeichnet: »Die Cölothelzellen gehen, bei Annäherung an den freien Rand der Unterlippe, nicht direkt in diesen über, vielmehr schlägt sich das Peritoneum ein Stück wieder nach rückwärts und darauf wieder nach vorwärts um und bildet somit eine Falte (Unterlippenfalte), welche erst in die Unterlippe umbiegt« (l. c. S. 419).

Er ist also zu dem Standpunkt gelangt, den schon die Vermutungen Vejdovskýs angedeutet haben. Wir werden sehen, daß diese Auffassung der Wahrheit am nächsten kommt. Über die Anschwellungen am Anfangskanal finde ich in der Literatur keine Angaben. Benham und Maziarski (05) bilden sie ab, ohne auf sie besonderen Wert zu legen; sie deuten sie als Ausbuchtungen des Peritoneums.

Eigne Untersuchung. Nachdem ich den Bau des Trichters festgestellt hatte, wollte ich an die Untersuchung der Zellanhäufung herantreten. Aber wie viele Regenwürmer ich auch untersuchte, kein einziger Trichter hatte den »Lappen«[2]. Infolge der schwachen Ausbildung des Peritoneums war oft die Unterlippe ziemlich deutlich sichtbar, so daß man sogar ihre Grenzen feststellen konnte. So glaubte ich auch denn auf die Untersuchung der Zellanhäufung vorläufig verzichten zu müssen, wenn nicht der Rat des Herrn Geheimrats Hertwig mir aus der Not geholfen hätte. Da der »Lappen« während des Winters vorhanden war, so schlug er vor, die Regenwürmer in der Kälte zu kultivieren. Ich setzte auch einige Regenwürmer in einen auf 8° regulierten Kälteschrank. Schon nach 3 Tagen fand ich die ersten Andeutungen des »Lappens« vor. Nach 7—8 Tagen war er in voller Entfaltung vorhanden. Damit hatte ich es in der Hand, den Lappen nach Belieben zu erzeugen und mir genügendes Untersuchungsmaterial zu verschaffen.

Es lag nahe zu denken, daß die Zellen, die diese Anhäufung bilden, Lymphocyten sind. Und so untersuchte ich zuerst ob sie phagocytieren, indem ich chinesische Tusche in die Leibeshöhle mehrerer Würmer injizierte. Der erste Regenwurm wurde nach 12 Stunden untersucht.

[1] Auf diese Experimente Cuénots komme ich weiter unten zu sprechen (S. 162).

[2] Die Zellanhäufung am Trichter hat die Form eines Lappens.

Schon bei der Totalansicht der Trichter konnte man die Frage bejahen; die Untersuchung der Quer- wie Längsschnitte ergab weitere Sicherheit. Die Tuschekörnchen lagen zerstreut in den Zellen, oft aber regelmäßig um den Kern herum angeordnet (Fig. 5). Dadurch wurde die Vermutung gestärkt, daß es sich um Lymphzellen handelt und ein Vergleich mit solchen aus der Leibeshöhle des Regenwurms ergab auch vollständige Übereinstimmung. Da ich die Gelegenheit hatte, diese Zellen einzeln am Nephrostom zu beobachten, so konnte der Vergleich um so besser durchgeführt werden.

Bei der Injektion waren auch die Zellen der Leibeshöhle mit Tuschekörnchen beladen, und die Art der Anordnung der Körnchen entsprach völlig der Anordnung in den Zellen am Nephrostom. Ohne jeden Zweifel sind somit die Zellen am Nephrostom — Lymphocyten.

Es war nun nötig die Herkunft der fraglichen Zellelemente festzustellen. Die Trichter aus den in der Kälte kultivierten Regenwürmern, wie aus den mit chinesischer Tusche injizierten, wurden in Schnitte zerlegt.

An der Unterlippe selbst zeigten sich nach der Tuscheinjektion noch andre Verhältnisse als am Anfangskanal und als — nach der Kälteeinwirkung — am ganzen Trichter. Daher sollen diese Verhältnisse gesondert behandelt werden.

1.

Ich bespreche zuerst die Veränderungen — am Peritoneum der ganzen Trichters —, welche die Kälteeinwirkung ergab sowie die Veränderungen am Anfangskanal nach der Tuscheinjektion.

Die Längsschnitte (Fig. 3) zeigen, daß die betreffenden Zellen in sehr engem Zusammenhang mit dem die Unterlippe umhüllendem Cölomepithel stehen. Das letztere ist weit über die Grenzen der Lippe hinausgewuchert und nimmt eine einem Lappen ähnliche Form an. Während aber das Cölomepithel an dem einen Ende, das der Unterlippe anliegt, noch ganz unverändert ist, zeigt das andre, frei in die Leibeshöhle hineinragende Ende eine Umwandlung. Das sonst wie ein Syncytium aussehende Epithel nimmt je näher es dem freien Rande des Lappens zu liegen kommt, desto deutlicher Zellgrenzen an, so daß am Lappenrand die einzelnen Zellen voneinander abgegrenzt sind; sie befinden sich aber noch im Zusammenhang mit dem Epithel. Dasselbe, wenn auch schwächer ausgebildet, kann man an Querschnitten beobachten (Fig. 2 u. 6). Nach dem freien Rande zu sieht man ein aus Bindegewebe bestehendes Gerüst, in welchem das Epithel teils

den syncytialen Charakter noch beibehalten hat, teils in einzelne Zellen sich umzubilden anfängt, teils aber sieht man schon freie Zellen in den Bindegewebsmaschen liegen. — Die zwei von mir gelieferten Zeichnungen (2 und 6) zeigen den Trichter ungefähr in der Mitte der Unterlippe getroffen. An dieser Stelle, oder noch mehr dem Kanal zu sich nähernd, ist die Wucherung des Peritonealepithels im allgemeinen sehr schwach entwickelt, an den Totalpräparaten kann man es überhaupt nur selten wahrnehmen (Fig. 7). Wir haben hier die ersten Veränderungen des Peritonealepithels vor uns, die sich durch äußere Einwirkung, wie Tuscheinjektion oder Temperaturänderung in stärkerem Maße hervorbringen lassen.

Ganz ähnliche Erscheinungen zeigt das Peritonealepithel weiter abwärts im Bereiche des Anfangskanals. Hier kann man sogar besonders gut diese Verhältnisse verfolgen.

Als ich die ersten Tuscheinjektionen anstellte, fand ich das Peritoneum am Anfangskanal ausgebuchtet. Diese Ausbuchtungen bilden sich nur in der Umgebung der Seitenwände des Kanals, also links und rechts, dorsal und ventral behält das Peritoneum im allgemeinen sein früheres Aussehen (Fig. 4, 10 u. 11). Zwischen der Peritoneal- und Kanalwand sah man schon an den Totalpräparaten teils freie, teils noch im Zusammenhang mit dem Peritoneum stehende Zellen. Die Querschnitte, die durch den Kanal dieser Trichter geführt wurden, zeigen in noch größerer Mannigfaltigkeit dieselben Verhältnisse wie an der Unterlippe, besonders aber wie sie in der Mitte der letzteren hervortraten (Fig. 11).

Vergleicht man die frei in den Bindegewebsmaschen liegenden Zellen, ferner die im Verband mit dem Epithel gebliebenen, aber schon deutlich abgegrenzten Zellen mit den Leibeshöhlelymphocyten, so ergibt sich — an allen drei erwähnten Stellen des Trichters — eine vollständige Übereinstimmung. Nun lag es nahe, daran zu denken, daß die frei liegenden Zellen nichts andres seien, als die umgewandelten aus ihrem Verbande (mit dem Epithel) losgelösten Peritonealzellen, die in das Bindegewebe hineingeraten sind. Da diese, wie hervorgehoben wurde, völlig den Cölomlymphocyten gleichen, so hätten wir hier eine Bildungsstätte von lymphoiden Zellen vor uns. Durch folgende Untersuchung ist es mir gelungen, diesen genetischen Zusammenhang lückenlos nachzuweisen.

Ich ging von der Überlegung aus, daß wenn die Tusche als Anlaß zur Phagocytose die Bildung von Zellen am Peritoneum des Anfangskanals verursacht, so sollte man auch an den Trichtern, die zu verschie-

den langen Zeitabschnitten der Wirkung der Injektion ausgesetzt waren, auch verschiedenerlei Stufen der Zellbildung finden. Es wurde daher eine Anzahl von Regenwürmern mit chinesischer Tusche injiziert und nach verschieden langen Zeitabständen (nach 10—25—40 usw. Minuten)[1] die Trichter herauspräpariert. Und so bekam ich eine Reihe von Trichtern, an deren Querschnitten es mir geglückt ist, alle Übergänge zwischen Peritonealzellen und den frei im Bindegewebe liegenden Zellen (Lymphzellen) innerhalb der Anschwellung nachzuweisen (Fig. 15).

Die erste Veränderung, welche die ausscheidenden Peritonealzellen erkennen lassen, besteht darin, daß das Plasma im Umkreis des Kernes dunkler und dichter wird und sich abrundet. Es reihen sich Bilder an, welche zeigen, daß die angeschwollene Peritonealzelle mit ihrem Körper in die Tiefe hinabragt, während das kernhaltige Ende noch oberflächlich lagert. Auf noch weiter vorgeschrittenen Stadien ist die Zelle gegen die anschließenden Epithelzellen abgegrenzt und aus ihrem Verbande ausgeschieden. So kommt man schließlich zu den Zellen, die sich nach der Loslösung zwischen Peritoneal- und Kanalwand sammeln und die vorher beschriebene Ausbuchtung bilden. — Ich möchte auf eine kleine Modifikation der Ausbuchtungen hinweisen, nämlich, daß sie sich an zwei Stellen einer und derselben Seite des Anfangskanals zeigen, zwischen welchen normal aussehendes Peritoneum sich befindet (Fig. 4).

Wenn die Zellen sich in größerer Menge in den Ausbuchtungen angesammelt haben, durchbrechen sie die Peritonealwand und gelangen in die Leibeshöhle. Die Fig. 14 zeigt ein letztes Stadium dieser Umwandlung von Peritonealzellen in Cölomzellen. Nicht immer aber geraten die hier gebildeten Zellen in dieser Weise in die Leibeshöhle. Es kommt vor, und garnicht selten, daß die Ausbuchtung als solche von dem umliegenden Peritoneum allmählich sich abschnürt und die so gebildete kugelige Zellansammlung in die Leibeshöhle fällt[2] (Fig. 11).

Die Ausbuchtungen haben oft ein verschiedenes Aussehen. Die einen haben sehr viele, die andern nur sehr wenige Peritonealkerne (Fig. 12 u. 13). Dies kommt dadurch zustande, daß die Anfangs kernreiche Peritonealwand viele Kerne an die sich hier bildenden Zellen abgegeben hat. Nun tritt eine Ruhepause ein, nach welcher auf

[1] Die späteren Zeitabstände waren viel länger (3—9—24 Stunden usw.).

[2] Ich vermute, daß die Phagocytenklumpen, die Cuénot in der Leibeshöhle der Regenwürmer beobachtete (er beschreibt sie unter dem Namen »nodules« 98, S. 94) von diesen abgeschnürten Ausbuchtungen gebildet werden. Über die Deutung von Cuénot selbst s. S. 36.

Neue die Vermehrung der Kerne stattfindet die wieder zur Zellbildung führt. Somit ist die Anwesenheit von sehr vielen oder nur sehr wenigen Kernen an dem Peritoneum ein Kriterium dafür, ob eine Zellbildung schon in den Ausbuchtungen stattgefunden hat oder nicht.

Aus den mitgeteilten Untersuchungen schließe ich, daß das Peritoneum an der Unterlippe und am Anfangskanal des Trichters Zellen liefert[1], die vollständig den Cölomlymphocyten gleichen und nach ihrer Ausbildung in die Leibeshöhle geraten. Man muß also mit Recht schließen, daß wir hier eine Bildungsstätte von lymphoiden Zellen vor uns haben, die einen Ersatz für die zugrunde gehenden Zellen der Leibeshöhle liefern.

Mit diesen Beobachtungen glaube ich bewiesen zu haben, daß auch die Lumbriciden ein lymphogenes Gewebe besitzen. Dieses Gewebe ist das die Unterlippe und den Anfangskanal des Trichters überziehende Peritoneum, die sich hier bildenden Leucocyten sind umgewandelte Zellen dieses Gewebes.

Ich glaube sogar, daß auch das Peritoneum, welches den postseptalen Teil des Nephridiums umhüllt, an vielen Stellen ein lymphogenes Gewebe ist. Ich habe entsprechende Bilder erhalten, halte jedoch selbst dieselben nicht für vollkommen beweiskräftig. Vermutlich werden jedoch eingehendere Untersuchungen die Ansicht bestätigen, die schon G. Schneider (61, S. 376) in folgenden Sätzen ausgesprochen hat: »Ob Zellen des Peritonealepithels selbst Fremdkörper aufnehmen, ob also das ganze Peritonealepithel der Regenwürmer als Lymphdrüse fungiert, indem es Phagocytose zeigt und Leucocyten entstehen läßt, diese Frage kann ich bis jetzt nicht endgültig bejahen, obgleich es mir wahrscheinlich scheint, daß dem so ist.«

Dagegen muß ich mich mit Bestimmtheit gegen die Ansicht Cuénots aussprechen, welcher sagt (97, S. 170), daß bei den Oligochäten »le remplacement des amibocytes coelomiques se fait aux dépens de globules libres, les plus jeunes se multipliant d'abord par de rares mitoses, puis par des amitoses répétées. . . . Il n'y a donc pas l'organe globuligène . . .»

Es war ja auch sonst wenig wahrscheinlich, daß die Millionen von Leucocyten, die in der Leibeshöhle eines Regenwurms vorhanden

[1] An dem Peritoneum der Oberlippe habe ich dagegen nie irgendwelche Andeutungen einer Zellbildung beobachten können, obwohl die Zahl der Trichter, die ich untersuchte, mehrere hundert beträgt.

sind, immer nur durch Teilung ihrer selbst gebildet werden, daß es kein Gewebe gäbe, daß ein frisches Material liefere.

[Ich möchte im Anschluß an die eben dargestellten Betrachtungen, einige Verhältnisse in den Blutgefäßen der terricolen und limicolen Oligochäten in Verbindung bringen mit meinen Befunden an dem Peritoneum des Anfangskanals.

Seit langer Zeit hat man bei den Regenwürmern Erweiterungen an den Capillaren beobachtet, die die Nephridien umspinnen. Schon Gegenbaur beschrieb sie in seiner vorher erwähnten Arbeit (1853). Wie man später erkannte, waren es Blutamöbocyten, die den Inhalt der Erweiterungen bildeten. Neuerdings hat de Bock (1900) ausführlich solche Blutgefäßerweiterungen an dem Darmsinus der limicolen Oligochäten sehr genau beschrieben. Er findet in den Anschwellungen zweierlei Zellarten (l. c., S. 129): «. . . sur des coupes transversales, on voit souvent ce sinus former un petit élargissement dans la ligne ventral de l'intestin. Dans son intérieur, se trouvent deux ou trois grandes cellules d'un aspect singulier, et, en outre quelques petits amibocytes sanguins». Über die Abstammung und Bedeutung der großen Zellen kann der Verfasser nichts Sicheres aussagen. Er läßt es unentschieden, ob es an Ort und Stelle sich bildende Zellen sind, oder eingewanderte Cölomamöbocyten, welchen sie sehr ähneln (l. c., S. 130): «Quelle peut-être l'origine de ces grandes cellules sous-intestinales? Proviennent-elles de l'endothélium vasculaire, dont elles se détacheraient, ou doit-on les considérer comme des lymphocytes immigrés avec lesquels elles présentent une certaine ressemblance? Je ne saurais le dire, ni indiquer non plus leur rôle physiologique; et j'aurais passé sous silence ces observations défectueuses, si je n'avais pas trouvé des formations cellulaires d'un très riche développement dans la ligne ventral du sinus intestinal de deux Vers.» Wie man auch die Befunde de Bocks deuten will, so sind sie, der Beschreibung wie der Abbildung nach, den Ausbuchtungen am Peritoneum des Anfangskanals so ähnlich, daß der Vergleich sich aufdrängt. Es liegt nahe, daß auch hier Amöbocyten von seiten des Peritoneums gebildet werden. Es braucht ja nicht gerade ein Endothelium zu sein. Es ist wohl möglich, daß das »exotropische Bildungen der Cölomwand« sind — Bildungen, welche die Cölomsäcke nach außen gegen die umliegenden Gewebe erzeugen (Lang, Trophocöltheorie).]

Wenn man die Zellanhäufungen am Trichter näher betrachtet, so machen sie durchaus den Eindruck dessen, was man als eine lymphoide Drüse bezeichnet. Für sie paßt vollkommen die Definition, welche Cuénot von den lymphoiden Organen gegeben hat (97, S. 155): »Tous ces organes ont une structure commune et caractéristique; ils sont formés par une trame conjonctive reticulée (*b* in meiner Fig. 2) qui enferme dans ses mailles une accumulation de cellules, identiques aux globules libres (freie Blut- oder Lymphzellen, B. d. V.) auxquelles s'ajoutent parfois des éléments derivés . . . (in meiner Fig. *a*). Naurellement les organes lymphoides sont placés sur le trajet de vaisseaux, qui les vascularisent largement, ou bien sont baignés de toutes parts par le liquide coelomique.»

Cuénot (97, S. 155) unterscheidet vier Kategorien solcher Organe:

1) Ceux qui forment de nouveaux globules sanguins (organes lobuligènes);

2) des amas de cellules capables de phagocyter les corps solides ui passent à leur portée et de les digérer s'il a lieu (organes phagoytaires);

3) des organes chargés en même temps que les amibocytes coeloiques de l'élimination de certains produits solubles d'excrétion organes lympho-rénaux ou reins lymphoides);

4) enfin des organes que j'appellerai complets, qui sont constitués par des cellules évoluant sur place exactement comme les amiocytes libres évoluent dans le plasma sanguin, en changeant par onséquent d'aspect et de rôle, au lieu d'être vouées uniquement à fonction globuligène ou à la fonction phagocytaire«.

Ich glaube, daß nur die letzte Kategorie auf die von mir beschrienen lymphoiden Organe paßt. Denn man kann nicht nur an der nterlippe an den sich erst bildenden lymphoiden Zellen Phagocytose obachten, sondern auch die sich noch bildenden Zellen am Peritoneum s Anfangskanals waren von Zeit zu Zeit mit Tusche beladen. Ich aube nicht, daß das in Wucherung begriffene Peritoneum am Angskanal von der zum Cölom gewandten Seite zu phagocytieren stande wäre. Eher ist diese Erscheinung dadurch möglich geworden, ß bei Durchbrechung der Peritonealwand an den Ausbuchtungen urch die angehäufte Zellmasse, s. S. 156) Tuschekörnchen in diese langten.

Meinen Beobachtungen nach vermute ich, daß es sich bei einer heren Untersuchung herausstellen wird, daß alle lymphoiden Organe ch lymphogen sind. Somit wären die vier Kategorien Cuénots von

den lymphoiden Organen zu einer einzigen reduziert, da auch die Unterscheidung zwischen « organes phagocytaires » und « organes lympho-rénaux» sich wohl schwer durchführen lassen wird. Ich glaube, meine Ansicht wird derjenigen Langs (04, S. 151) entsprechen, wenn er im Anschluß an ähnliche Ansichten Ed. Mayers (01) sagt: »Bei ein-läßlicher Prüfung der einschlägigen Beobachtungen gewinnt man di Überzeugung, daß zwischen Lymphdrüsen[1] und phagocytären Organen eine scharfe Grenze zu ziehen ein Ding der Unmöglichkeit ist, indem die in den ersteren erzeugten Amöbocyten nicht selten schon phago-cytär werden, bevor sie sich loslösen und indem bei den letzteren ein Loslösung der sonst vorwiegend sedentär bleibenden Phagocyten häufig vorzukommen scheint.« Auch Kollmann (08, S. 219) komm dieser Ansicht sehr nahe: »Dans tout ce qui précède nous avons dit afin de ne rien préjuger, organes lymphoides et non organes lym-phogènes. Cependant, en effet, la plupart des ces organes sont ré-ellement lymphogènes. Mais comme la démonstration n'a pu êtr donnée pour tous, il convient de faire les réserves nécessaires.»

2.

An zweiter Stelle haben wir die Veränderungen zu besprechen welche durch die Tuscheinjection an der Unterlippe hervorgerufe wurden. Da beobachtet man oft (Fig. 5), daß die mit Tusche beladene Lymphzellen, die sich zu Zellklumpen vereinigen — vielleicht ohne ei Syncytium zu bilden — in keiner Verbindung mit dem Peritoneum a der Unterlippe stehen. Sie legen sich jedoch oft so dicht an die Unte lippe an, daß erst mittels sehr starker Objektive man den Zwischen raum konstatieren kann. Nur muß man bei Beurteilung dieser Ta sachen sehr vorsichtig sein. Wenn man auch auf einigen Schnitte den Zusammenhang dieser Zellen mit dem Peritoneum der Unterlip nicht feststellen kann, so ist damit keineswegs gesagt, daß ein solch nicht vorhanden ist. Denn bei der Ablösung der ausgebildeten lym phoiden Zellen vom Peritoneum kommt es oft vor, daß links und rech an der Unterlippe die Zellen völlig von der Peritonealwand losgelö sind, während in der Mitte der Unterlippe der Zusammenhang g nachweisbar ist. Aber eins steht fest: Die Anhäufung von Zellen, d man am Nephrostom beobachtet, kommt nicht immer nur durch d Wucherung des Peritoneums zustande, sondern zum Teil sind es wir lich die aus der Leibesflüssigkeit herbeigestrudelten Lymphocyten.

[1] Der Begriff »Lymphdrüse« ist hier nur auf lymphogenes Gewebe beschränk

Ich suchte einen noch exakteren Nachweis für die letztere Ansicht beizubringen als die Schnitte es vermögen; denn man könnte auch n den Fällen, wo der Zusammenhang der lymphoiden Zellen mit dem Peritoneum absolut nicht nachweisbar wäre (also in keinem einzigen Schnitt von der ganzen Serie) sagen, daß hier eben die Lymphzellenbildung völlig abgeschlossen ist, und nur der Zusammenhang mit einen Bindegewebsfasern das Hineingleiten in die Leibeshöhle verhindert. Prof. Goldschmidt schlug ein Verfahren vor, welches, wenn s ausführbar wäre, zu klarem Resultat führen mußte. Ich sollte inige Regenwürmer mit chinesischer Tusche injizieren und je nach ewissen Zeitabständen die Leibesflüssigkeit und die Trichter untersuchen. Wenn es sich herausstellen sollte, daß die Zahl der mit Tusche eladenen Zellen im Verlauf des Experimentes immer geringer im Bereich der Leibeshöhle, dagegen um so häufiger an den Trichtern urde, dann war zweifellos der Beweis erbracht, daß die Lymphocyten us der Leibeshöhle an die Trichter wandern. Aber es stellte sich herus, daß der ganze Vorgang schon binnen 10 Minuten nach der Injektion) weit vorgeschritten ist, daß die Trichter voll mit Tusche und Zellen eladen waren; und man konnte nicht entscheiden, ob die am Trichter orhandenen Zellen aus dem Peritoneum stammten und während ihrer usbildung Phagocytose trieben (das kommt oft vor) oder ob sie aus er Leibeshöhle herbeigestrudelt waren. Der Schnelligkeit des ganzen organges wegen, mußte ich von dem Verfahren Abstand nehmen.

Bei den vielmals gemachten Injektionen in die verschiedensten egionen der Leibeshöhle, bemerkte ich, daß, wenn man nicht eine oße Portion von Tuschelösung in ein Segment, z. B. vor dem Clitelm oder in ein Segment unmittelbar nach ihm injiziert, es ziemh lange dauert, bis die Tusche in die auf der andern Seite des Clitelms gelegenen Segmente gelangt. Und so konnte ich nach vielen oben ungefähr eine Stelle abpassen, wo die Tusche zwar in ein gment noch kam, aber in einer so kleinen Menge, daß sie rasch die ibeshöhlelymphocyten aufnahmen, während am Nephrostom ganz nig oder gar keine Tusche vorhanden war. Es ist auch möglich, daß e mit Tusche beladenen Lymphzellen der Leibeshöhle von andern gmenten eingewandert waren. Und so konnte man einige Trichter kommen, an denen die Zellanhäufung sehr klein oder gar nicht vornden war, und die Trichter selbst frei von Tusche waren, an denen in aber einige Lymphzellen mit Tusche beladen an den Randzellen er in der Nähe der Unterlippe beobachten konnte. Es ist ohne eifel, daß dies aus der Leibeshöhle herbeigestrudelte Leucocyten sind.

Noch ein andres Bild sprach dafür, daß Lymphzellen der Leibeshöhle in den Trichter hineingelangen: Der Lappen am Nephrostom war in Entwicklung begriffen. An seinem Rande zeigten sich die Peritonealzellen fast unverändert, insofern ihr Plasma sich kaum färbte[1]. Gleichwohl waren schon an der Oberlippe lymphoide Zellen vorhanden, die sich wie die Lymphzellen der Leibeshöhle intensiv blau färbten und auch Tuschekörnchen enthielten; — diese konnten nur Leucocyten der Leibeshöhle sein, welche an die Wimpertrichter herangewandert waren.

Die Zellanhäufung am Nephrostom ist also gebildet 1) durch die vom Peritoneum der Unterlippe sich ablösenden Zellen und 2) durch die aus der Leibeshöhle herzugewanderten Leucocyten.

Was die aus der Leibesflüssigkeit zugewanderten Lymphocyten am Trichter machen und in welcher Weise sie dahin gelangen, ist schwer zu entscheiden. Ich habe nie im Anfangskanal ganze oder im Zerfall begriffene Leucocyten beobachtet. Die einzigen nicht flüssigen Stoffe, die durch das Nephrostom in den Kanal gelangten, waren Tuschekörnchen und die stäbchenförmigen Bakterien, die in großen Mengen in der Umgebung des Organs herumschwimmen. Ich kann daher ganz den Ausführungen CUÉNOTS in dieser Frage zustimmen, wenn er sagt (98, S. 105): «Les particules solides en suspension dans le liquide coelomique peuvent-elles passer en même temps que lui par le pavillon vibratile . . . L'expérience montre que les cils du pavillon constituent un crible extrêmement fin qui ne laisse passer aucune particule de dimension tant soit peu notable . . . il n'y a que l'encre de chine finement broyée qui puisse être entrainée avec le liquide coelomique et passer directement à l'intérieur de la néphridie«.

Ob aber die Zellen, nachdem sie in großer Menge angesammelt sind, in die Leibeshöhle zurückfallen (CUÉNOT, Zitate auf der S. 152) oder wie BENHAM meint (Zitate S. 152) ähnlich den Chloragogenzellen, wie sie KÜKENTHAL beschrieben hat[2], in einen schwarzen Detritus zerfallen, welcher dann durch das Nephridium nach außen befördert wird,

[1] In diesen Fällen wurde Doppelfärbung Boraxkarmin und BLOCHMANNSCHE Lösung angewandt.

[2] Die betreffende Stelle bei KÜKENTHAL lautet (85, S. 238): »Mit solchen (gebraunen, B. d. V.) Körnchen vollständig erfüllte Chloragogenzellen lösen sich los, schwimmen in der Leibesflüssigkeit umher und ihr Inhalt zerfällt in einen schwärzlichen Detritus. Dieselbe Masse findet sich bisweilen in großer Menge in den Segmentalorganen und wird von diesen wahrscheinlich nach außen befördert.

— will ich nicht entscheiden. Ich glaube aber, daß beide Ansichten nicht ganz richtig sind.

Die Anschauungen CUÉNOTS gehen darauf hinaus, daß die Zellansammlung rein mechanisch durch die Cilienbewegung des Trichters bewirkt wird (Zitate S. 152, 153). Ich glaube gezeigt zu haben, daß wenigstens ein Teil der Zellanhäufung am Nephrostom von den vom Peritoneum sich loslösenden Zellen gebildet wird. Wie ich jetzt beifügen möchte, bilden bei den nicht injizierten Würmern diese Zellen die Hauptmasse des Lappens; die aus der Leibeshöhle herbeigestrudelten Leucocyten sind nur in kleiner Zahl vorhanden. Die Ergebnisse des folgenden Experimentes beweisen diese Ansicht.

Da ich die Zellbildung von seiten des Peritoneums an der Unterlippe nach Belieben hervorrufen konnte (z. B. durch Kälteeinwirkung) so wählte ich ein paar einige Zeit bei 8° gehaltene Regenwürmer, bei denen ich hoffen durfte die ersten Anhäufungen der Lymphocyten zu finden[1]. Ich injizierte diese Regenwürmer nur in ein Segment hinter dem Clitellum (wie bei dem vorherigen Experiment), so daß die Tusche erst allmählich auf die benachbarten Segmente sich verteilte. Und es war zu erwarten, daß, je weiter die Segmente von der Einstichstelle entfernt waren, sie um so weniger Tusche enthalten würden.

Die nach diesem Experiment gewonnenen Präparate zeigen folgendes:

In den Trichtern aus den hintersten Segmenten, in denen die Tusche nur in geringen Quantitäten vorhanden war, sah man das Peritoneum an der Unterlippe in Wucherung begriffen, — die Zellen waren aber noch nicht zu Lymphocyten umgewandelt. Im Umkreis des wuchernden Peritoneums waren dagegen nur einige wenige durch die BLOCHMANNsche Lösung stark blau sich färbende Lymphocyten aus der Leibeshöhle vorhanden.

In den dem Clitellum näher liegenden Segmenten, in denen die Tusche reichlicher vorhanden war, zeigen die Trichter schon eine größere Menge von Coelomlymphocyten, die an Anzahl immer größer werden, je näher die Trichter dem Clitellum liegen[2].

[1] Selbstverständlich konnte man das im Voraus nicht genau bestimmen ıd mußte sich teilweise dem Zufall fügen.

[2] Wenn die Cölomlymphocyten in großer Zahl am Trichter vorhanden sind, ; es unmöglich irgendwelche Grenze zwischen beiderlei Bildungen — dem sich ı Lymphzellen umwandelnden Peritoneum und den Cölomlymphocyten — .chzuweisen. In gewissen Grenzen jedoch kann man das Verhältnis beiderlei llgebilde abschätzen. Ich möchte noch bemerken, daß der ganze Vorgang cht so regelmäßig vor sich geht, daß man die Unterschiede schon an zwei, drei nachbarten Trichtern erkennen kann.

Daraus ergibt sich folgendes:

1) Der Lappen an den Trichtern der schwach oder nicht injizierten Segmente ist fast ausschließlich durch das wuchernde Peritoneum gebildet, 2) in den injizierten Segmenten nehmen an der Bildung des Lappens auch die Cölomlymphocyten teil und zwar ist 3) die Zahl der Cölomlymphocyten am Trichter entsprechend der größeren oder kleineren Menge der Tusche in den entsprechenden Segmenten auch größer oder kleiner.

Im ersteren Fall (1) kann also überhaupt von einer mechanischen Ansammlung der Cölomlymphocyten keine Rede sein. Aber wenn man auch nur den zweiten Fall (2) beachtet, kann ich doch Cuénot nicht zustimmen, daß bei der Ansammlung der Cölomlymphocyten lediglich die Cilienbewegung des Trichters ausschlaggebend ist. Die verschieden große Anzahl der Cölomlymphocyten an den Trichtern verschieden stark injizierter Segmente (3), läßt auf einen tieferen Zusammenhang schließen, Nämlich, daß die Lymphocyten nachdem sie sich mit Exkretstoffen beladen haben, an die Trichter wandern. Ob das eine rein aktive Wanderung ist, oder auch gewisse chemotaktische Prozesse mitspielen — kann ich nicht entscheiden.

Ich wende mich jetzt der Frage nach dem Schicksal der Cölomlymphocyten am Trichter zu. Wie hervorgehoben, meint Cuénot, daß sie in Klumpen zusammengeballt in die Leibeshöhle zurückfallen, sobald die Cilienbewegung nicht ausreicht um sie anzuhalten. Solche Zellenklumpen wollte auch Cuénot in der Leibeshöhle angetroffen haben. Wenn man aber Cuénots Ansicht über die mechanische Ansammlung der Cölomlymphocyten am Trichter nicht teilt, so wird es auch wenig wahrscheinlich sein, daß die Klumpen rein mechanisch wieder in die Leibeshöhle geraten. Dies gilt um so mehr, wenn man die diesbezüglichen Abbildungen Cuénots (der «nodules», wie er die Zellklumpen in der Leibeshöhle nennt) ansieht, die viel ähnlicher den Anschwellungen des Anfangskanals sind, die sich abschnüren und in die Leibeshöhle geraten (s. Fußnote S. 156) als den Klumpen der Cölomlymphocyten am Trichter.

Anderseits kann ich auch den Vermutungen Benhams, daß die Zellen durch das Nephridium nach außen befördert werden, nicht zustimmen. Er sagt zwar nichts Näheres darüber aus, aber seine Berufung auf Kükenthal läßt vermuten, daß Benham meint, die lymphoiden Zellen zerfallen gleich den Chloragogenzellen (siehe Fußnote S. 162) in einen »schwarzen Detritus«, der dann nach außen durch den Trichter befördert wird. Demgegenüber will ich nur bemerken

daß ich den von KÜKENTHAL beschriebenen »schwarzen Detritus« nur in sehr kleinen Mengen und sehr selten am Nephrostom angetroffen habe. Ich glaube aber, mit KÜKENTHAL, daß dies Zerfallsprodukte der Chloragogenzellen sind. Wenn man aber auch annehmen wollte, daß auch die Leucocyten in so einen »Detritus« zerfallen, wie es BENHAM gedacht haben mag[1], — so müßte der Detritus bei der enormen Zellanhäufung am Nephrostom konstanter und in viel größeren Mengen vorhanden sein, als ich es beobachtete.

Nach all diesen Erfahrungen bleiben nur noch zwei Möglichkeiten der Deutung übrig. Das Schicksal der Cölomlymphocyten am Nephrostom kann ein doppeltes sein. Entweder geben sie die Tusche, mit der sie beladen sind (oder andre Excrete) am Nephrostom ab und gelangen wieder in die Leibeshöhle zurück, oder sie zerfallen (in unbekannter Weise) am Nephrostom und erst die Zerfallsprodukte können nach außen durch das Nephridium befördert werden. Ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich vermute, daß beide Möglichkeiten vorhanden sind.

Das Nephrostom der Lumbriciden vollzieht also eine doppelte Funktion: 1) An seinem Peritonealüberzug entstehen die Lymphzellen und 2) nachdem sie ihre Aufgabe im Cölom erfüllt haben zerfallen sie am Trichter. Daß Zellen derselben Art an einem und demselben Organ entstehen und auch zugrunde gehen können — braucht nicht zu befremden. In den Wimperorganen der Hirudineen[2] soll ja auch ein ähnlicher Vorgang vor sich gehen. Neuerdings hat vor allem CUÉNOT darauf hingewiesen. In den Kapseln und Körbchen haben einige Autoren im Zerfall begriffene Amöbocyten gesehen, andre wieder behaupten, daß dort im Gegenteil aus dem Epithel Zellen — vermutlich Amöbocyten — neu gebildet werden. CUÉNOT bemerkte zu dem Streit (92, S. 93) :«Au fond, tout le monde pourrait bien avoir raison; il est incontestable qu'il y a des cellules qui naissent dans les ampoules, puisqu'on y voit des mitoses, et il est bien probable aussi que des phagocytes coelomiques y sont entraînés par les courants ciliaires[3] et y restent

---

[1] Ich habe ähnliche Andeutungen außer bei BENHAM, überhaupt in der diesbezüglichen Literatur nicht gefunden.

[2] Dieselben bestehen aus dem Trichter, der in eine Kapsel mündet, oder es ist ein Körbchen vorhanden, welchem die Kronzellen — ein Äquivalent des Trichters — aufsitzen. Kapsel und Körbchen kleidet ein Peritoneum aus.

[3] Ich bezweifle auch in diesem Falle, ob die Amöbocyten nur durch rein mechanische Cilienwirkung in die Kapseln geraten.

à demeure.« 1909 spricht sich auch Loeser (09, S. 54) in diesem Sinne aus.

Einige Bemerkungen zu dem heutigen Stand der Frage nach der Abstammung der lymphoiden Zellen. Im Jahre 190 gab Lang in seiner »Trophocoeltheorie« eine ausführliche Übersich der zu damaliger Zeit bestehenden Ansichten über die Abstammun der lymphoiden Zellen. Danach stammen diese Zellen vom perito nealen Gewebe, welches man als lymphoid bezeichnete. Lang bemerk dazu, daß zwischen allen Autoren, welche sich mit der Frage befaß haben, »mit Bezug auf den Ursprung der Amöbocyten eine selten Übereinstimmung herrscht«. Demgegenüber ist zu bemerken, da die Untersuchungen, die zu dieser Ansicht führten, nicht mit genügende Sorgfalt durchgeführt sind. Auch wird bei einigen Tiergruppen di Existenz lymphoider Organe von einigen Autoren verneint, von ander wieder behauptet. In einigen Fällen ist man überhaupt über die He kunft der Lymphocyten im Unklaren.

Ich will einige Beispiele anführen, die für die Richtigkeit des Ge sagten sprechen.

G. Schneider (96, S. 369) hat bei den Perichäten lymphoide Orga beabachtet und sagt: »Die Zellen, welche . . . die Hauptmasse de Organs ausmachen, sind nichts andres als verdicktes Peritonealepithe Ihre meist ellipsoidalen Kerne sind von derselben Form, wie die Ker der Peritonealzellen einerseits und der von ihnen abstammende Leucocyten anderseits[1].« Schneider verweist hierfür auf ei Zeichnung (Taf. XVII, Fig. 5), die ich nicht als beweiskräftig anseh kann. Er selbst hat wohl auch ein Gefühl von Unsicherheit, inde er im »Schlusse« die eben angeführte Behauptung abschwächt. »D in ihnen (in den lymphdrüsenartigen Organen, B. d. V.) phagocyt tätigen Zellen entsprechen im Bau den Peritonealepithelzellen eine seits und anderseits den Leucocyten, welche vielleicht[1] in dies Organen entstehen . . .« (l. c., S. 388).

In derselben Arbeit behauptet G. Schneider (S. 375, 377), daß au die Lumbriciden lymphoide Organe besitzen. — Dieser Fall hat au ein spezielles Interesse, weil, wenn die Ausführungen Schneiders richt wären, zum erstenmal der Nachweis erbracht ist, daß bei Lumbricid lymphogene Organe vorkommen. — Aber schon im Jahre 1898 b streitet Cuénot die Behauptungen Schneiders.« . . Schneid

[1] Von mir gesperrt.

signale, chez divers *Allolobophora* et *Lumbricus*, des amas de phagocytes logés soit sur les côtés du vaisseau et la paroi du typhlosolis; mais ses descriptions mêmes montrent qu'il s'est très probablement trompé, et que ces prétendus organes ne sont pas autre chose que des agglomérations irrégulières d'amibocytes, arrêtées accidentellement sur la paroi du corps ou le tube digestif. Dans mes coupes ou mes dissections . . . ., je n'ai jamais vu d'amas cellulaires fixes, pas plus dans la cavité du typhlosolis qu'en une autre region du corps« (98, S. 97).

Noch entschiedener spricht sich CUÉNOT in einer schon 1897 erschienenen Arbeit aus, die aber allem Anschein nach später als die vorherige geschrieben wurde. Bei Besprechung der lymphoiden Organe der Perichäten schließt er mit folgender Bemerkung über das Vorhandensein dieser Organe bei Lumbriciden (97, S. 170): «Chez les Lumbricides, il n'existe rien de pareil; les pseudo-organes phagocytaires que représente G. SCHNEIDER . . . sont formés par des amas de phagocytes libres, agglomérés et arrêtés accidentellement en ces points pour de raisons purement mécaniques«. Der Auffassung CUÉNOTS schließt sich auch KOLLMANN in seiner neuesten Untersuchung an, indem er sagt (08, S. 175): «Nous conclurons donc avec CUÉNOT: Les Lombricides n'ont pas d'organes lymphogènes.«

Noch ein Beispiel.

Zu den genauesten Untersuchungen auf diesem Gebiete gehören unbedingt die von ED. MAYER (87, 88, 01) und CUÉNOT (91, 97, 98). Der erstere von ihnen erkannte schon 1887 die Zellanhäufung am Trichter der Nephridien bei Polychäten als die drüsige Modifikation des Peritoneums an der Unterlippe des Trichters, während bei den Lumbriciden, wie wir sahen, dieselbe Erscheinung mehrfach untersucht aber unrichtig gedeutet wurde.

In dem Abschnitte »Histologie der Nephridien« (der Polychäten) bemerkt MAYER darüber folgendes (87, S. 614): »Das Peritoneum an der Außenseite der Unterlippe ist gewöhnlich drüsig modifiziert; es sind die lymphoiden Drüsen, welche hier ihren Sitz haben . . .« Aber die diesbezügliche Abbildung (l. c., Taf. XXVII, Fig. 26), die sich auf *Polymnia nebulosa* bezieht ist keineswegs beweiskräftig. Man kann sie so deuten, wie der Verfasser es tut, aber auch so, wie man es bisher bei den Regenwürmern gemacht hat, wenn man sagte, es seien Trümmer von lymphoiden Zellen aus der Leibeshöhle, oder mechanisch angesammelte Cölomlymphocyten. Gegen diesen Einwand ist seine Zeichnung keineswegs geschützt.

Aber auch über die diesbezüglichen Untersuchungen Cuénots, die, wie schon bemerkt, zu den besten gehören, schreibt erst neuerdings Kollmann (l. c., S. 8): «Cuénot se préocupe, de plus, de rechercher l'origine des leucocytes et il décrit dans chaque groupe une ou plusieurs glandes lymphogènes; mais il a été moins heureux dans cette partie de son travail[1].»

Wenn man all diese Tatsachen berücksichtigt, wenn man die aufs schärfste ausgeprägten lymphoiden Organe bei den Regenwürmern an einem Organ findet, das bisher schon mehrfach untersucht wurde (und selbst in bezug auf diese Frage), — so ist meine frühere Bemerkung — daß eine größere Klarheit auf Grund weiterer Untersuchungen verschafft werden mußte, wohl berechtigt. Das noch vieles unaufgeklärt geblieben ist, daß man nach erneuerten Untersuchungen die lymphogenen Drüsen und phagocytären Organe viel weiter im Tierreich verbreitet finden wird, als man es bis jetzt angenommen hat, — dazu soll auch meine Untersuchung einen Beitrag bilden.

VI. Vergleichend-anatomische Betrachtungen.

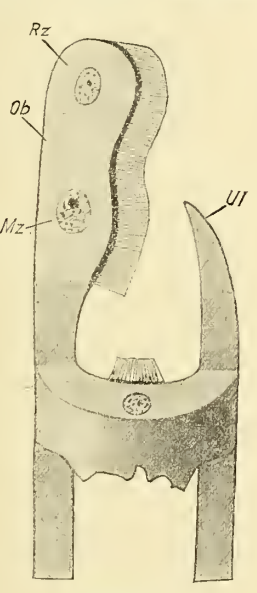
Zum Schluß meiner Untersuchungen mögen noch einige vergleichend-anatomische Bemerkungen Platz finden.

Aus meiner Darstellung vom Bau des präseptalen Abschnittes des Nephridiums geht hervor, daß derselbe sich aus zwei verschiedenen Bestandteilen zusammensetzt: 1) dem Anfangskanal und 2) der Oberlippe. Der Anfangskanal besteht aus den flimmernden Kanalzellen und einem peritonealen Überzug. Beide grenzen auf der ventralen Seite des Kanals, im Bereiche der Unterlippe aneinander, auf der dorsalen Seite, sowie links und rechts ist dagegen zwischen Kanalzellen und Peritonealzellen das besondere Gewebe der Oberlippe eingeschaltet, an dem man die riemenartigen Zellen des Wimpertrichters und eine Centralzelle[2] unterscheiden kann. (Textfig. 7). Ich glaube die Ergebnisse der bisherigen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen mit dieser Anschauung in Einklang bringen zu können.

[1] Die ersten Vermutungen, daß die Lymphzellen Abkömmlinge des Epithels seien, finden sich schon 1857 bei Leydig, und noch stärker hervorgehoben 187[.] bei d'Arcy Power. — Auf die nun folgenden Untersuchungen (die nicht unbeträchtlich an der Zahl sind) bezieht sich das über andre Autoren gesagte ganz und gar. Überzeugende und nicht schematisierte Zeichnungen habe ich überhaupt nicht gesehen, obwohl die Darstellung hier und da ausführlicher und befriedigend ist.

[2] Über meine Vermutungen von der Abstammung der Centralzelle, die von dieser Auffassung etwas abweicht, s. w. u. S. 172.

1886 berichtet Ed. Mayer (86) über die Entwicklung der Nephridien bei den Polychäten. Bei dieser Tiergruppe sollen sich die Trichter und die »Nierenschläuche« aus gesonderten Anlagen herausbilden; die ersteren aus dem peritonealen, die letzteren aus einem retroperitonealen Gewebe und erst sekundär in Verbindung treten. »Im ausgebildeten Nephridialschlauch hat das Epithel ein ganz andres Gepräge als in dem eben besprochenen Abschnitte (in dem Nephridialtrichter, B. d. V.) . . .; die Lage ferner . . . zwischen Peritoneum und Leibeswand, sowie ihre von den Trichteranlagen unabhängige Bildung . . . läßt die Vermutung zu, daß die Nephridialschläuche einem retroperitonealen Gewebe entstammen und somit von den Peritonealtrichtern morphologisch verschieden seien[1]. (l. c., S. 663).



Textfig. 7.

Ein idealer Längsschnitt durch den Trichter. Ein Teil der rechten Hälfte des Anfangskanals eingezeichnet. Die Abbildung zeigt die Kernverhältnisse und die Art der Beflimmerung des Trichters.

1887 behauptete Wilson, daß die Trichteranlage beim *Lumbricus* aus dem eigentlichen Mesoblast herstamme, während die Nierenschläuche sich aus der Nephridialreihe bilden; die letztere ist die von dem Nephridioblast produzierte Zellreihe, die man auch Nephridiostich nennt. In seiner späteren Arbeit (1889) bestätigt Wilson nochmals die Richtigkeit der eben angeführten Anschauung. Bergh (88, 90) greift sehr scharf die Angaben Wilsons an und kommt auf Grund der Untersuchungen an *Criodrilus* und *Lumbricus* zu dem Resultat, daß »Trichter-, Schlingen- und Endabschnitt sich aus einer einheitlichen Anlage herausdifferenzieren« (90, S. 501).

Etwas später bemühte sich Vejdovský (88—92) auf Grund von Untersuchungen besonders bei Lumbriciden (aber auch bei andern

---

[1] Im gleichen Sinne spricht sich Mayer noch an einer andern Stelle aus (l. c. S. 663): »Der gesonderten Anlage von Wimpertrichter und Nierenschlauch würde ich keine so große Bedeutung zuschreiben . . . wenn ich mich nicht bei einer andern Form, *Psygmobranchus protensis* (die erste Form war *Polymnia nebulosa*), mit Bestimmtheit davon überzeugt hätte, daß auch hier die besagten Teile der Organe ganz unabhängig voneinander entstehen; durch eine freundliche Mitteilung von Seiten des Herrn Dr. Apathy erfahre ich ferner, daß auch er einen durchaus ähnlichen Vorgang bei gewissen Oligochäten und Hirudineen beobachtet habe.«

Oligochätenformen) die Angaben WILSONS, BERGHS und die eignen in folgender Weise in Einklang zu bringen (l. c. S. 352): »Eine Zelle des Nephridiostichs vergrößert sich und stellt die von BERGH als Trichterzelle bezeichnete allerjüngste Anlage vor. Diese dringt in das sich bildende Segment ein, teilt sich der Reihe nach, ohne an ihrer Größe abzunehmen und dringt schließlich auf die vordere Fläche des Dissepimentes durch, wo sie die Anlage des Trichters bildet.«

Die dargestellten, sich auf Oligochäten beziehenden Untersuchungen sind insoweit unvollständig, als sie in der Entwicklungsweise des Trichters das Nephrostom und den Anfangskanal, sowie die Ober- und Unterlippe nicht auseinanderhalten und nur allgemein von der Anlage des Trichters sprechen. Erst die neueste Arbeit BERGHS (99) nimmt auf die eben erwähnten Verhältnisse Rücksicht und ist deshalb für uns von besonderer Bedeutung. Bald am Anfang der Arbeit (die Untersuchung bezieht sich auf *Rhynchelmis*, aber es werden immer die früheren Untersuchungen an *Criodrilus* und *Lumbricus* mit berücksichtigt) macht der Verfasser eine kleine Korrektur seiner früheren Anschauungen und der Angaben andrer Autoren, die einen merklichen Fortschritt in der Erkenntnis der Entwicklungsvorgänge der Nephridien bedeutet. Der Verlauf der Untersuchung zeigte nämlich, daß die Oberlippe von andern Zellelementen abstammt als die Nierenschläuche und die Unterlippe (l. c., S. 439) »Das erste Auftreten der Segmentalorgane markiert sich bei *Rhynchelmis* wie bei andern Oligochäten (und Hirudineen) durch große, an der Vorderwand der Septa gelegene Zellen, die ich früher Trichterzellen nannte, die ich aber nach meinen neuen Untersuchungen eher mit dem indifferenten Namen Nephridioblasten oder Nierenbildner belegen möchte[1]. . . . Die große körnige Zelle (der Nephridioblasten, B. d. V.) sproßt bald kleinere Zellen, so daß ein aus kleineren Zellen bestehender einreihiger Strang sich ihr hinten anschließt (Fig. 2, 3). Es ist dieser Strang die gemeinsame Anlage des Schlingenteils und des Ausführungsganges[2] des Segmentalorgans. . . . Etwa zu derselben Zeit damit, daß diese Sprossung der kleineren Zellen aus dem Nephridioblasten anfängt, heben sich die an der Vorderwand des Dissepimentes gen[illegible] mediad des Nephridioblasten liegenden schärfer von der Umgebung

[1] Von mir gesperrt.

[2] In bezug auf den Ausführungsgang besteht eine starke Differenz zwischen BERGH und VEJDOVSKÝ, da letzterer darauf verharrt, daß dieser Abschnitt des Nephridiums aus der Epidermis sich bildet (1900).

ab: die Peritonealzellen des Septum sind sonst flacher geworden, aber die an der genannten Stelle gelegenen Elemente springen in die Höhe vor (Fig. 2, 3, 4, 5). Erst sieht man zwei solche Zellen, welche sich aber sehr bald in vier teilen; . . . die genannten Zellen können passend als Oberlippenzellen bezeichnet werden. Sie haben eine feinkörnige Zellsubstanz und enthalten nicht die vorher erwähnten, stark lichtbrechenden Körnchen oder Tröpfchen; dadurch heben sie sich meistens sehr scharf von dem Nephridioblasten ab. Auch habe ich nie etwas gesehen, was darauf hindeuten könnte, daß sie durch Sprossung aus jenem entstehen[1]: sobald der Nephridioblast als solcher sich deutlich charakterisiert, sproßt er nur die Zellen des Stranges« (l. c., S. 440—441).

Es hat also keinen Sinn mehr, den Nephridioblasten als Trichterzelle zu bezeichnen, wenn das charakteristische Merkmal des Trichters, die Oberlippe, von andern Zellelementen abstammt.

Die Unterlippe bildet sich bei *Rhynchelmis* aus dem Nephridioblasten, nachdem der Schlingenteil des Nephridiums sich aus ihm gebildet hat (»später entstehen aus dem Nephridioblasten durch äquale Teilung die vier Zellen der Unterlippe«, l. c., S. 444).

Der Verfasser kommt zu dem gleichen, nur ein wenig modifizierten Schluß, wie in den früheren Arbeiten: Der ganze Nephridialapparat geht aus einer einheitlichen Anlage hervor (»einheitliche Anlage« in dem Sinne, daß das ganze Organ aus dem Mesoderm stammt, im Gegensatz zu Vejdovský der darauf beharrt, daß die Epidermis bei der Bildung des Ausführungsganges beteiligt ist), — aber die Trichteranlage ist »frühzeitig in Oberlippe und Unterlippe differenziert, und wächst der Schlingenteil von der Unterlippe aus« (l. c., S. 446).

Die Ergebnisse dieser Untersuchung über die Bildungsweise des Trichters bei *Rynchelmis* stehen also ganz im Einklang mit den Ergebnissen, zu welchen mich die Untersuchung des Trichters bei *Lumbricus* geführt hat, nämlich, daß an dem Bau desselben zwei verschiedene Bestandteile beteiligt sind: die Oberlippenzellen (die ich bei *Lumbricus* riemenartige Randzellen nannte) und der Anfangskanal, der gleich dem ganzen Schlingenteil durch die Sprossung des Nephridioblasten hervorgegangen ist[2].

An den entwickelten Trichtern beider Gruppen ist jedoch eine

[1] Von mir gesperrt.

[2] Aus dem Nephridioblasten bildet sich auch bei *Lumbricus* der Schlingenteil.

Abart vorhanden: die Unterlippe von *Rhynchelmis* ist aus vier Zellen, die mit vier großen Kernen versehen sind, zusammengesetzt, während die des *Lumbricus* kernlos ist. Was wird also aus dem Nephridioblasten bei *Lumbricus*? — Ich glaube das auch dies einer Klärung zugänglich ist.

Die frühere Untersuchung Berghs (90) über die Entwicklung der Segmentalorgane bei *Lumbricus* war insoweit unvollständig, als die Bildung des Trichters nicht verfolgt wurde. Wie man aus der zuletzt besprochenen Arbeit Berghs (99) ersehen kann, weiß er nicht, was nach der Ausbildung des Schlingenteils, aus der sogenannten Trichterzelle, dem Nephridioblast, wird. Er sagt (l. c., S. 446): »Eine Revision der früheren Untersuchungen von mir und A. über die Entstehung des Trichters bei Lumbriciden ist nun notwendig geworden. Was wird hier aus der Trichterzelle?«

Aus dem Bau der Unterlippe bei den Lumbriciden schließend, kann sie nicht (wie bei *Rhynchelmis*) aus der Teilung der Nephridioblastzelle (der »Trichterzelle«) in vier Zellen entstehen, da sie kernlos ist. Und so vermute ich, daß der Nephridioblast sich bei *Lumbricus* zu der unpaaren großen mittelständigen Zelle umgebildet hat, somit dem Anfangskanal und nicht der Oberlippe zugehört. Ich finde auch keine Angaben die auf das Vorhandensein einer derartigen unpaaren Zelle bei *Rhynchelmis* hindeuten. Somit könnte man sich aus der späteren Umbildung des Nephridioblasten die verschiedenen Modifikationen im Bau des Nephrostoms bei verschiedenen Gattungen der Oligochäten erklären.

Und so wird man wohl jetzt folgenden Satz aufstellen können: Was an der Oberlippe anatomisch und entwicklungsgeschichtlich wirklich Oberlippe ist — das sind die riemenartigen Randzellen. Alles andre sind Teile des Anfangskanals. Und da die Oberlippe die ganze Eigenart des Nephrostoms bildet, so kann man sagen, daß (entwicklungsgeschichtlich) die Randzellen den Trichter ausmachen.

Die mitgeteilten vergleichend-anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Erwägungen scheinen mir nun einen Vergleich der Nephridien der Lumbriciden mit denen der Hirudineen zu ermöglichen und zugleich auch Beziehungen zu den Urnen der Sipunculiden zu ergeben. Um dies zu erläutern, muß ich auf einige neuere Arbeiten eingehen.

Die Urnen der Sipunculiden zeigen folgenden Bau: eine große beflimmerte Zelle ist von vielen kleinen Peritonealzellen kuppelartig

umgeben, wobei das Bindegewebe an dem Bau des ganzen mitbeteiligt ist; durch die Flimmerbewegung der großen Zelle werden nun allerlei Excretstoffe in die Kuppelhöhle hineinbefördert. Über die Funktion der Urnen ergaben die Untersuchungen Cuénots (02), daß sie keine Phagocytose treiben, sondern lediglich der Agglutination dienen: «C'est bien là de l'agglutination et rien d'autre: les grains d'encre, attirés par le courant vibratile, s'amoncellent sur le convercle et se collent très solidement les uns aux autres . . . Certainement l'urne n'a aucun pouvoir phagocytaire, et il n'entre pas le plus petit grain dans ses deux cellules composantes» (l. c., S. 80).

Neuerdings kommt zu demselben Resultat Selensky (08, S. 335): »Was nun ihre (der Urnen, Bd. V.) physiologische Bedeutung angeht, so sind sie erstens keine Phagocyten im gewöhnlichen Sinne, da sie keine festen Körper ins innere aufnehmen. Sie spielen aber doch wohl wegen ihrer Fähigkeit allerhand Körperchen aufzusammeln und zu agglutinieren, eine wichtige Rolle bei der Reinigung der Cölomflüssigkeit, wie es schon von manchen Autoren, besonders klar von Cuénot hervorgehoben wurde.« In der ausführlichen Arbeit spricht sich Selensky wieder in diesem Sinne aus (08, S. 586): »Wenn nun die Urnen auch nicht als echte Phagocyten tätig sind, so sind sie doch bei den phagocytären Vorgängen im Organismus der Sipunculiden behilflich.« Auch auf die Bildungsweise dieser Gebilden weist Selensky hin: »Wir sehen nun, daß die Anlage der Kuppel endogen im Bindegewebe und auf Kosten desselben, die zelligen Elemente dagegen aus der endothelialen Bekleidung der Gefäßwand entstehen« (08, S. 334).

Für die Beurteilung der Hirudineen ist eine Arbeit Loesers (09) von großer Bedeutung. Dieselbe zeigt, daß die Wimperorgane der Hirudineeen und die Nephridien getrennte Bildungen seien: »Wir haben also in den Wimperorganen der Hirudineen das vor uns, was Cuénot als: »agglutinierende und ciliophagocytäre Organe« bezeichnet. In keiner der drei Familien sind die Wimperorgane dagegen als Teile der Nephridien, als Nephrostome aufzufassen« (l. c., S. 54).

Die eigentlichen Trichter dieser Wimperorgane stellen die agglutinierenden Organe dar. Mit ihnen stehen in Verbindung die Kapseln und Körbchen; es sind dies halbkugelige Gebilde, die aus Epithel und Bindegewebe aufgebaut sind, deren »Centralmasse ein Abkömmling des Epithels der Cölomhöhle ist«. Nur diese Gebilde stellen den phagocytären und blutbereitenden Abschnitt des Wimperorgans dar. Loeser spricht zwar allgemein aus, daß »Aus dem Dargelegten geht hervor, daß die Wimperorgane der Hirudineen als Bildungsherde von Blutzellen

anzusehen sind« (l. c.. S. 51), aber aus der ganzen Darstellung geht klar hervor, daß damit nur die Kapseln und die Körbchen gemeint sind.

Nach Loeser soll die Entwicklung der Wimpertrichter der Hirudineen und die der Urnen der Sipunculiden Ähnlichkeiten aufweisen (auf Grund der Untersuchungen Bürgers). Allem Anschein nach stammen auch die Wimpertrichter der Hirudineen von andern Zellelementen, als der Schleifenkanal. Es ist in dieser Beziehung eine neue Untersuchung notwendig, wie Loeser sagt, doch bemerkt er, daß es unmöglich ist, daß beide Teile aus denselben Elementen sich bilden (l. c., S. 51). »Da nun das Wimperorgan, wie ich oben gezeigt habe, epithelialer Natur ist, so scheint es ausgeschlossen, daß auch dies Organ von der Trichterzelle abstamme.« (von der »Trichterzelle« die den Hodenlappen des Nephridiums und, wie bei den Lumbriciden auch den Schlingenteil bildet. B. d. V.).

Wenn man die eben geschilderten Verhältnisse mit denen be Lumbriciden vergleicht, so läßt sich zunächst eine Übereinstimmun konstatieren: Die Urnen der Sipunculiden, die eigentlichen Trichte der Hirudineen und die Oberlippe der Lumbriciden (die, wie gezeigt nur aus Randzellen besteht) stimmen darin überein, daß sie aus be sonderen Zellelementen hervorgegangene agglutinierende Organe sind die nichts mit der Phagocytose zu tun haben. Diese selbst und di Bildung der lymphoiden und Blutzellen ist an das peritoneale Epithe gebunden. Und was so unverständlich war und den Vergleich de Wimperorgane der Hirudineen mit dem »Trichter« der Lumbricide unmöglich zu machen schien (Meisenheimer, 09)[1] ist jetzt ganz kla Das Äquivalent des eigentlichen Wimpertrichters ode der Kronzellen der Hirudineen sind bei den Lumbricide die Randzellen der Oberlippe. Das phagocytierende lym phoide oder Blutzellen bereitende Peritoneum ist bei de Lumbriciden auf gewisse Regionen im peritonealen Übe zug des Nephridiums verteilt, bei den Hirudineen bild es sich zu einem speziellen Organ, dem Körbchen oder de Kapsel, um.

Außer diesem Wimperorgan + Peritonealzellen, besitzen Hirudine und Oligochäten den gewundenen Nephridialkanal. Derselbe blei

[1] Die entsprechende Bemerkung Meisenheimers lautet: »Namentlich mu es unmöglich erscheinen den komplizierten Trichterapparat der Hirudineennie auf das stets einfach gebaute Nephrostom der Oligochäten zu beziehen, u ebensowenig lassen sich Vergleichspunkte für das blasige Receptaculum (d Kapsel der Hirudineen, B. d. V.) auffinden« (l. c. S. 351—352).

bei den Hirudineen dauernd vom Wimperorgan getrennt und besitzt daher keine Kommunikation mit dem Cölom, bei den Oligochäten dagegen sind beide Teile verschmolzen, der Schleifenkanal daher mit einem Nephrostom versehen. Somit wäre eine Brücke zwischen den geschlossenen und offenen Excretionsorganen der Würmer in den Segmentalorganen der Hirudineen geschaffen. Wenn es nämlich richtig ist, daß das Äquivalent des Wimpertrichters oder der Kronzellen der Hirudineen, die Randzellen der Lumbriciden sind, — so haben wir ein geschlossenes Nephridium, wenn diese Gebilde in keiner Verbindung mit dem Excretionsorgan stehen (Hirudineen) und ein offenes, wenn solch eine Verbindung vorhanden ist (Oligochäten).

München, im Juni 1910.

Literaturverzeichnis.

1891. William Benham, The Nephridium of Lumbricus and its Bloodsuply; with Remarks an the Nephridia in other Chaetopoda. Quart. J. Micr. Sc., Vol.XXXII. N. S.

1888. R. S. Bergh, Zur Bildungsgeschichte der Excretionsorgane bei Criodrilus. Arb. zool. Inst. Würzburg. Bd. VIII.

1890. — Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. Diese Zeitschr. Bd. L.

1899. — Nochmals über die Entwicklung der Segmentalorgane. Ibid. Bd. LXVI.

1900. M. de Bock, Les corps cardiaques et les amibocytes des Oligochètes limicoles. Rev. suisse Zool. Tom. VIII.

1891. L. Cuénot, Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. 2 partie: Invertébrés., Arch. Zool. expér. génér., 2 sér. Tom. IX.

1897. — Les globules sanguins et les organes lymphoides des Invertébrés (Revue critique et nouvelles recherches. Arch. Anat. Micr. Paris. Tom. I.

1898. — Études physiologiques sur les Oligochètes. Arch. Biol. Tom. XV.

1902. — Organes agglutinants et organes ciliophagocytaires. Arch. zool. expér. génér. 3e série. Tom. X.

1852. C. Gegenbaur, Über die sogenannten Respirationsorgane der Regenwürmer. Diese Zeitschr. Bd. IV.

1890. G. Goehlich, Über die Genital- und Segmentalorgane von Lumbricus terrestris. Zool. Beiträge Schneider. Bd. II.

1908. M. Kollmann, Recherches sur les leucocytes et le tissu lymphoide des invertébrés. Ann. Sci. Nat. (Zool.) IX. Serie. Tom. VIII.

1885. Willy Kükenthal, Über die lymphoiden Zellen der Anneliden. Jena. Zeitschr. Naturw. Bd. XVIII.

1904. Arnold Lang, Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Ibid. Bd. XXXVIII.

1887. Otto Lehmann, Beiträge zur Frage von der Homologie der Segmentalorgane und Ausführgänge der Geschlechtsprodukte bei den Oligochäten. Ibid. Bd. XXI.

1857. Franz Leydig, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt.
1909. Rudolf Loeser, Beiträge zur Kenntnis der Wimperorgane (Wimpertrichter) der Hirudineen. Diese Zeitschr. Bd. XCIII.
1905. J. Maziarski, Recherches cytologiques sur les organes segmentaires des vers de terre. Poln. Arch. biol. med. wiss. Tom. II.
1910. Johannes Meisenheimer, Die Excretionsorgane der wirbellosen Tiere. Erg. u. Fortschr. Zool. Bd. II. Hft. 2.
1887—1888. Eduard Meyer, Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. VII u. VIII.
1901. — Studien über den Körperbau der Anneliden. Ibid. Bd. XIV.
1881. Edmond Perrier, Études sur l'organisation des Lombriciens terrestres. IV. Organisation de Pontodrilus. Arch. Zool. expér. génér. Tom. IX.
1878. D'Arcy Power, On the Endothelium of the Body Cavity and Blood-Vessels of the Common Earthworm, as demonstrated by Silver-staining. Quart. J. Micr. Sc. Vol. XVIII.
1898. Daniel Rosa, I pretesi rapporti genetici tra i linfociti ed il cloragogeno. Atti Acc. Torino. Tom. XXXIII.
1908. W. Selensky, Über den Bau und die Entwicklung der sogenannten Urnen der Sipunculiden. Zool. Anz. Bd. XXXII.
1908. — Untersuchungen über die sogenannten Urnen der Sipunculiden. Diese Zeitschr. Bd. XC.
1902. Karl Camillo Schneider, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena.
1896. Guido Schneider, Über phagocytäre Organe und Chloragogenzellen der Oligochäten.
1862. J. d'Udekem, Mémoire sur les Lombriciens. I. Mém. Ac. R. Belg. Tom. XXXV.
1887. Edm. B. Wilson, The Germ-Bands of Lumbricus. J. Morph. Vol. I.
1889. — Embryology of the Earthworm. J. Morph. Vol. III.
1884. F. Vejdovský, System und Morphologie der Oligochäten. Prag.
1888—1892. — Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag.
1900. — Noch ein Wort über die Entwicklung der Nephridien. Diese Zeitschr. Bd. LXVII.

Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Bezeichnungen:

A, Anschwellungen am Peritoneum des Anfangskanals;
aL, Lymphzellen, die sich vom Peritoneum ablösen;
Bg, Bindegewebe;
C, Cuticula;
Cl, mit Tusche beladene Cölomlymphocyten;
DP, Peritonealwand, durchbrochen von den Lymphocyten;
fL, frei gewordene Lymphocyten;
F, Cilien;
Fz, im Bereiche der Oberlippe umbiegende Kanalzellen;
Kw, Kanalwand;
Kfz, Kerne d. umbiegenden Kanalzellen

[z,] Kanalzellen; *Pk,* Peritonealkerne;
[l,] Oberlippe; *PL* = *aL*;
', Peritoneum; *Rz,* Randzellen;
dUl, Peritonealüberzug d. Unterlippe; *Ul,* Unterlippe.

Alle Figuren sind mit dem großen Zeichenapparat von Zeiss entworfen. it Ausnahme der Figuren 2, 3, 8, die auf der Höhe des Arbeitstisches gezeichnet ıd, wurden alle andern auf der Höhe des Objekttisches entworfen.

Tafel XI.

(Alle Zeichnungen bei der Reproduktion um $^1/_3$ verkleinert.)

Fig. 1. Flimmertrichter — nach einem Totalpräparat gezeichnet. Der eite helle Halbring ist sonst viel stärker ausgebildet. *I* und *II*, die beiden len Halbringe. Boraxkarmin. Leitz, Obj. 7. Oc. I.

Fig. 2. Querschnitt durch das Nephrostom (kurz vor dem Anfang des nals). Leitz. Öl-Imm. 2 mm. Comp.-Oc. (Zeiss) 6.

Fig. 3. Längsschnitt durch den Trichter. Der Schnitt ist nicht ganz lian geführt; deshalb ist die Verlängerung der Oberlippe beflimmert. Fig. 2 u 3 zeigen die Ablösung der Lymphzellen vom Peritoneum. Leitz. Öl-Imm. 2 m. Comp.-Oc. (Zeiss) 6. (Der Strich zum Buchstaben *B* ist in der Zeichn g etwas zu weit geführt.)

Fig. 4. Totalpräparat des Anfangskanals, an dem die Ausbuchtungen an zı Stellen ausgebildet sind. Boraxkarmin. Leitz Obj. 5, Comp.-Oc (Zeiss) 6.

Fig. 5. Längsschnitt durch die Unterlippe eines Trichters. Die mit Tusche bc lenen Cölomlymphocyten (*Cl*) wurden an den Trichter herbeigestrudelt. Zi s Öl-Imm. $^1/_{18}$. Komp.-Oc. 6.

Fig. 6. Querschnitt durch die Unterlippe. Das Bild zeigt die am Peritoı ım derselben sich bildenden Lymphzellen. Einige von ihnen haben sich löst und liegen frei in den Bindegewebsmaschen. Zeiss Öl-Imm. $^1/_{18}$. Kc p.-Oc. 6.[1]

Fig. 7. Ein Teil des Peritonealüberzuges der Unterlippe nach einem Total- ɔrparat. Bildung der Lymphzellen (*a L*). Zeiss Öl.-Imm. $^1/_{18}$. Komp.-Oc. 6.

Fig. 8. Schema der Zellverhältnisse am Anfangskanal. *Kl,* kernlose *p,* ernhaltige Partien der Zellen.

Tafel XII.

Fig. 9. Schematische Abbildung des Wachsmodells. Das Bild zeigt das er ltnis der Ober- zur Unterlippe und die Art ihrer Verbindung. Vergrößerung ng hr 250 ×, Reproduktion um $^1/_3$ verkleinert.

Fig. 10. Der Anfangskanal nach einem Totalpräparat. Die eine Seite n r Zeichnung die linke) zeigt die Peritonealanschwellung mit vielen sich dd len Lymphzellen, die andre Seite nur eine vereinzelte Bildung derselben. om Jephrostom selbst ist nur der unterste Teil sichtbar. Boraxkarmin. Leitz bj. Oc. I. (Um die Hälfte verkleinert.)

---

[1] Die betreffende Stelle in der Figur ist irrtümlich mit *aZ* statt mit *aL* zei net.

Fig. 11. Querschnitt durch den Anfangskanal. An beiden Seiten Anschwellungen des Peritoneums. In ihnen liegen teils freie, teils noch im Zusammenhang mit dem Peritoneum stehende Lymphzellen. Die in der Zeichnung rechts liegende Anschwellung zeigt ein ziemlich weit fortgeschrittenes Stadium der Abschnürung. Leitz Öl-Imm. 2 mm. Oc. I. (Um die Hälfte verkleinert.)

Fig. 12. Querschnitt durch den Anfangskanal. Die Peritonealwand kernarm, da die Lymphzellenbildung schon stattgefunden hat. An der linken Seite sieht man noch die Anschwellung, welche aber leer ist. Leitz Öl-Imm 2 mm. Oc. I. (Um die Hälfte verkleinert.)

Fig. 13. Ein Querschnitt durch den Anfangskanal, der ein normal aussehendes Peritoneum zeigt. Das letztere ist kernreich, die Lymphzellenbildung hat noch nicht stattgefunden. Leitz Öl-Imm. 2 mm. Oc. I.

Fig. 14. Ein Teil der Peritonealanschwellung am Anfangskanal stark vergrößert nach einem Totalpräparat. Die Lymphzellen (x) haben die Peritonealwand durchbrochen und wandern in die Leibeshöhle. Boraxkarmin. Zeiss Öl-Imm. $^1/_{18}$. Oc. I.

Fig. 15. Querschnitt durch die Peritonealanschwellung am Anfangskanal stark vergrößert. Das Bild zeigt die Umwandlung der Peritoneal- in die Lymphzellen. Zeiss Öl-Imm. $^1/_{18}$, Komp.-Oc. 8.

Die Abbildungen der letzten drei Figuren sind in natürlicher Größe wiedergegeben.



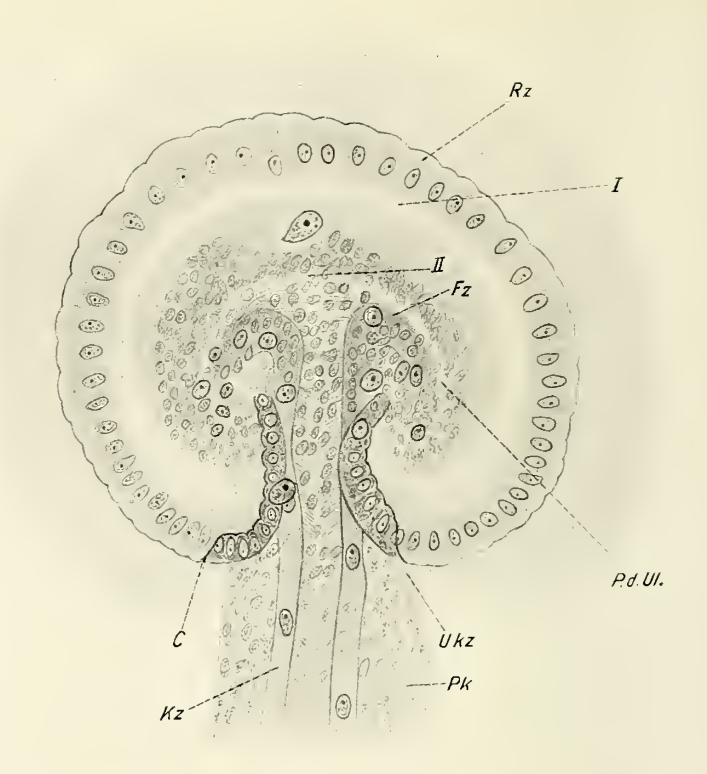


Fig. 1

A

Fig. 4

Pk
Ul
Cl

Fig. 5

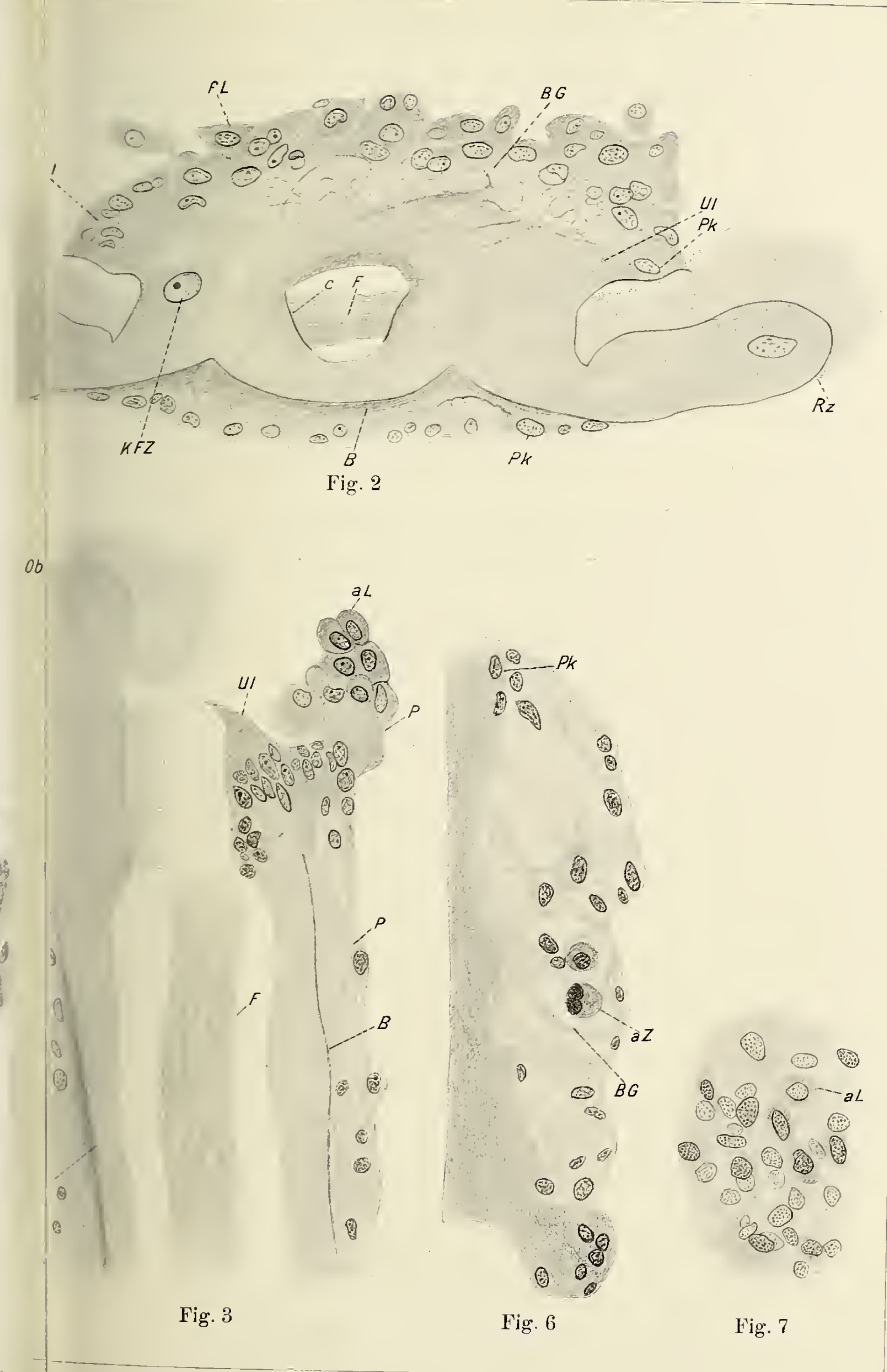


Fig. 2

Fig. 3

Fig. 6

Fig. 7

gelm n in Leipzig.


BRITISH MUSEUM
Z D
NATURAL HISTORY



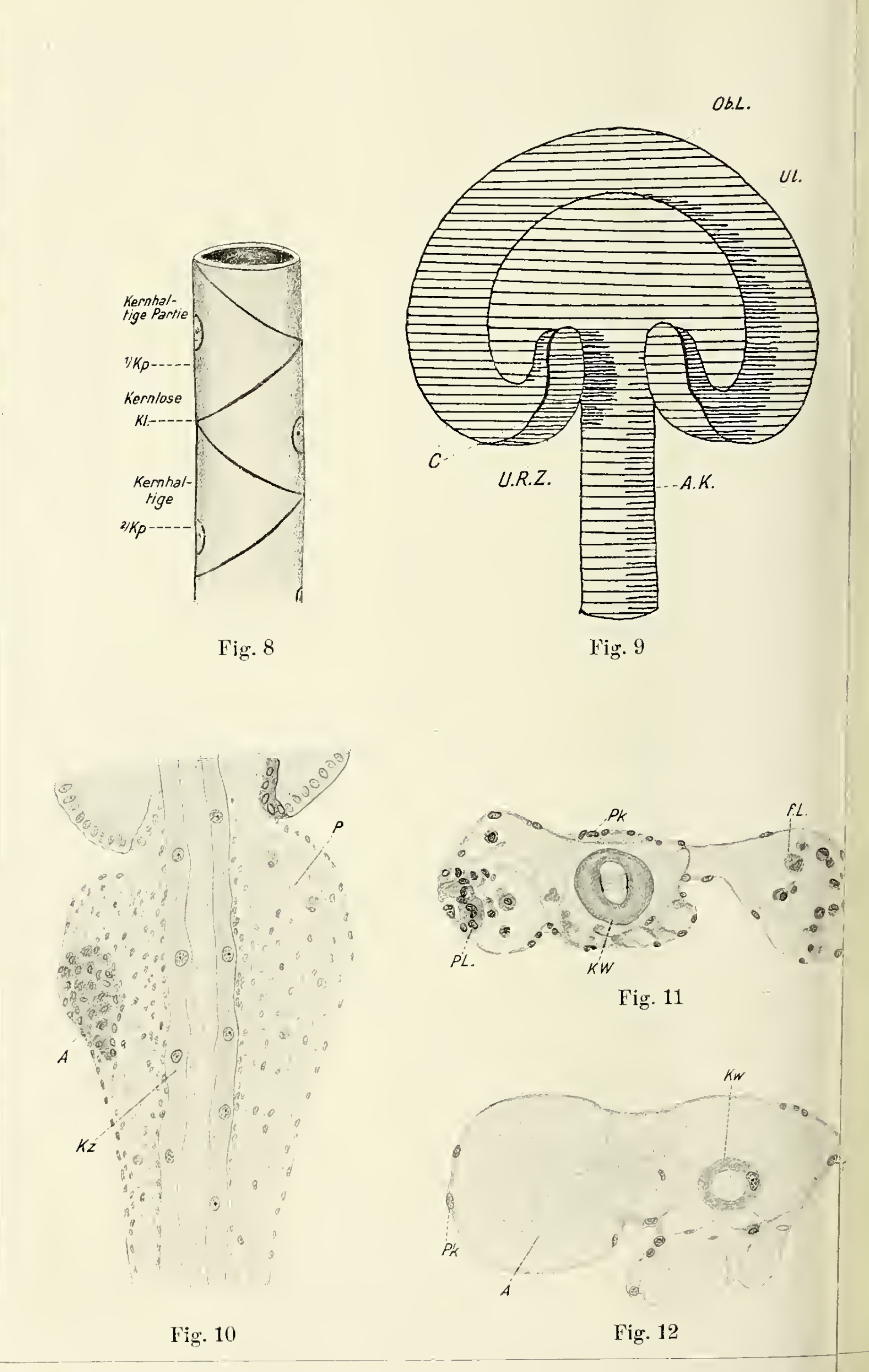


Fig. 8

Fig. 9

Fig. 10

Fig. 11

Fig. 12

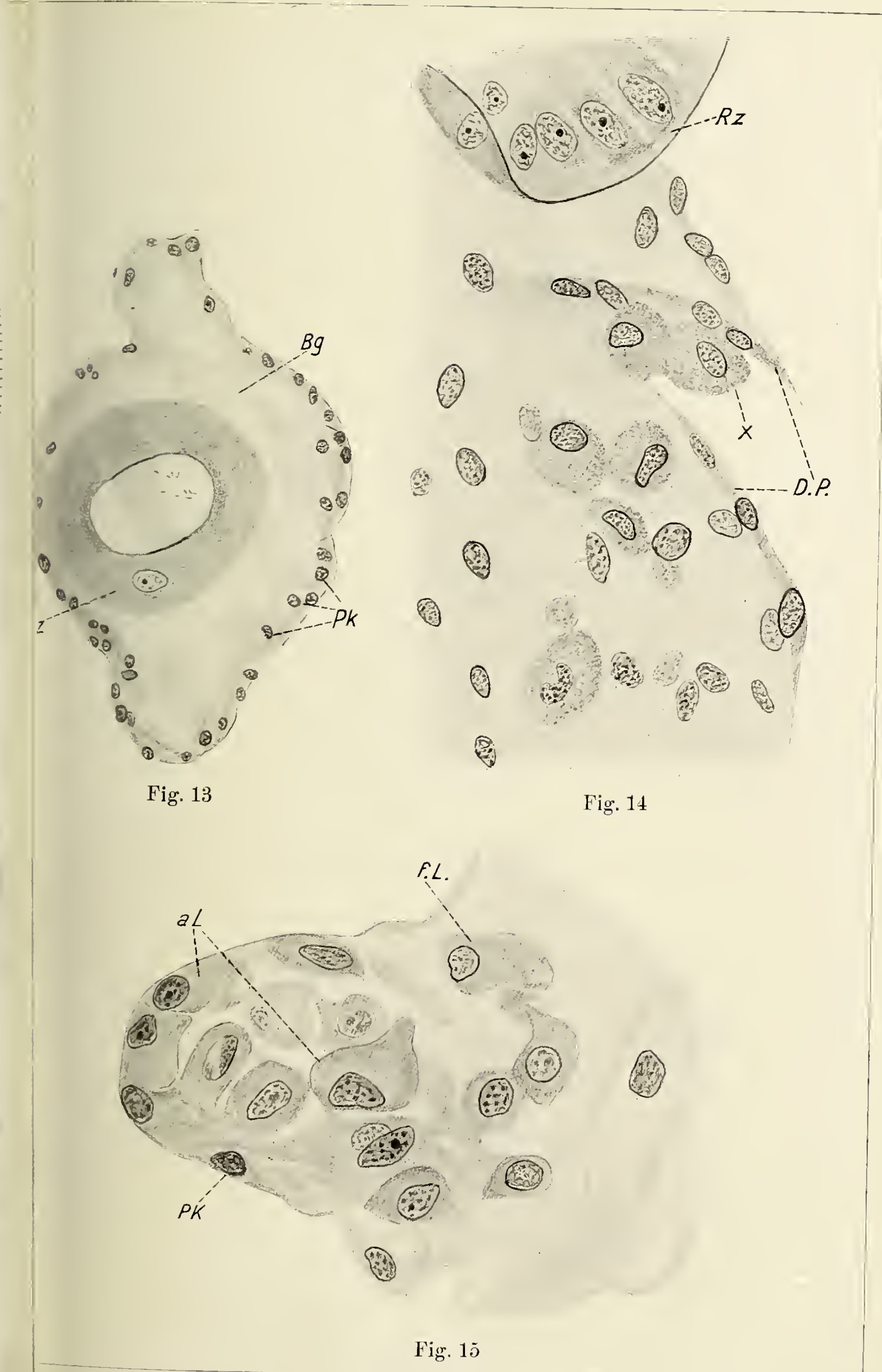


Fig. 13

Fig. 14

Fig. 15



Der Darmkanal (der Imago und Larve) von Dytiscus marginalis L.

Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers.

Von

Heinrich Rungius.

(Aus dem zoologischen Institut Marburg.)

Mit 74 Figuren im Text.

Wie durch einige andre unlängst in dieser Zeitschrift erschienene Jntersuchungen (Bd. XCV und XCVI, Bauer und Holste) soll auch lurch die vorliegende Arbeit über den Darmkanal von Imago und Larve les *Dytiscus marginalis* L. ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers geliefert werden. Da die Bearbeitung der einzelnen Darmbschnitte ohne deren mikroskopische Untersuchung nicht möglich ist, so außte diese und zwar in extenso vorgenommen werden. Sie wurde edoch nicht bis in die feineren histologischen Details ausgedehnt, da ie morphologische Betrachtung im Vordergrund der genannten Durchrbeitung der einzelnen Organsysteme stand. Sie sollte das um so iehr, als in den zahlreichen neueren Arbeiten über den Darmkanal er Insekten die Fülle histologischer Beobachtungen die morpholoische Seite des Gegenstandes wohl etwas zu sehr in den Hintergrund rängte. Von einer Zusammenfassung der ziemlich umfangreichen iteratur über den Darmkanal der Insekten darf hier abgesehen werden, a eine solche zu einer Darstellung der gesamten vergleichenden Morhologie des Insektendarms führen würde, welche Aufgabe weit über en Rahmen dieser Arbeit hinausginge. Wo es nötig erscheint, werden e in Frage kommenden Untersuchungen an den betreffenden Stellen handelt.

Methode.

Die anatomischen Untersuchungen wurden unter dem Binocular rgenommen, an frischen oder in 60%igem Alkohol konservierten

Objekten, wobei ich mich der von A. Bauer (1910) empfohlenen Einbettungsmethode bediente.

Beobachtungen über vitale Erscheinungen an überlebendem Material wurden stets ohne Zusatz von fremden Flüssigkeiten vorgenommen. Desgleichen wurden die zum Schneiden bestimmten Darmteile direkt und möglichst rasch aus dem chloroformierten Objekt in die Konservierungsflüssigkeit überführt. Verwendet wurde zur Konservierung besonders Sublimateisessig, der, kalt angewandt, für Vorder- und Enddarm recht gute Resultate ergab, ferner die Flüssigkeitsgemische nach Zenker, Herrmann und Flemming, die stets heiß verwandt wurden. Zur Untersuchung der pharyngealen und analen Muskulatur wurden Kopf und Analregion eben ausgeschlüpfter Käfer total konserviert, desgleichen frisch gehäuteter Larven. Junge Larven wurden ganz in die Konservierungsflüssigkeit geworfen, doch wurde, um deren schnelle Eindringen zu ermöglichen, stets eine Partie der Rückendecke läng aufgeschnitten.

Die Schnitte wurden je nach ihrer Bestimmung für morphologisch oder histologische Untersuchungen in einer Dicke von 10—15 oder 5 hergestellt. An Färbemitteln wurde verwandt Hämatoxylin nac Delafield oder Heidenhain, unter Nachfärbung mit Eosin (Lösun in Alkohol absol.) oder mit einem Gemisch von Pikrinsäure- und Säur fuchsinlösung in 60% Alkohol (van Gieson).

I. Die äußere Gestalt des Darmkanals.
- A. Der Darm der Imago.
- B. Der Darm der Larve.

II. Bau und Aufgabe der einzelnen Darmabschnitte.
- A. Vorderdarm
  - 1. der Imago
    - a. Mundhöhle,
    - b. Pharynx,
    - c. Oesophagus,
    - d. Kropf,
    - e. Kaumagen,
    - f. Oesophagusstiel,
  - 2. der Larve
    - a. Mundhöhle,
    - b. Pharynx,
    - c. Oesophagus.

Anhang: Die feinere Struktur der Darmwand
a. Intima,
b. Epithel,
c. Basalmembran,
d. Muscularis.
B. Mitteldarm.
1. Epithel,
2. Crypten,
3. Stützlamelle,
4. Muscularis.
C. Enddarm.
1. Dünndarm,
a. Valvula pylorica,
b. Pylorus,
c. eigentlicher Dünndarm.
2. Rectum und Coecum.
Anhang: Die Malpighischen Gefäße.

I. Die äußere Gestalt des Darmkanals.

A. Der Darm der Imago.

Der Darmkanal von *Dytiscus marginalis*, wie der der Insekten im allgemeinen, gliedert sich in drei auch genetisch unterschiedene Abschnitte, den Vorderdarm, Mitteldarm und Enddarm.

Am Vorderdarm sind sechs Abschnitte zu unterscheiden: Die Mundhöhle, der Schlund oder Pharynx (Fig. 1 *ph*), die Speiseröhre (Oesophagus, *oes*), der Kropf (*ingl*), der Kaumagen (*ventr*) und der Oesophagusstiel (*oest*). —

Er entsteht bekanntlich durch Einstülpung des Ectoderms (Stomodaeum) und erstreckt sich in geradem Verlauf durch Kopf und Thorax mehr oder weniger weit, je nach der vom Füllungszustand abhängigen Streckung seiner Wände, in das Abdomen hinein und erreicht eine Länge von 20—25 mm, die Durchschnittslänge des ganzen Käfers zu etwa 33 mm gerechnet.

Das eigentliche Darmrohr beginnt mit dem Pharynx, der sich vor dem folgenden Abschnitt durch seine kompaktere Gestalt, die er der Stärke seiner Muskulatur verdankt, auszeichnet. (Fig. 1 *ph*). Dieser, der Oesophagus, beginnt auf der Grenze zwischen Kopf und Thorax zuerst als ein einfaches cylindrisches Rohr mit fein längsgefalteten Wänden, welches allmählich in den Kropf übergeht.

Die Grenze zwischen Oesophagus und Kropf ist dadurch gegeben, daß eine bedeutendere Anschwellung des Darmrohres erst in dem

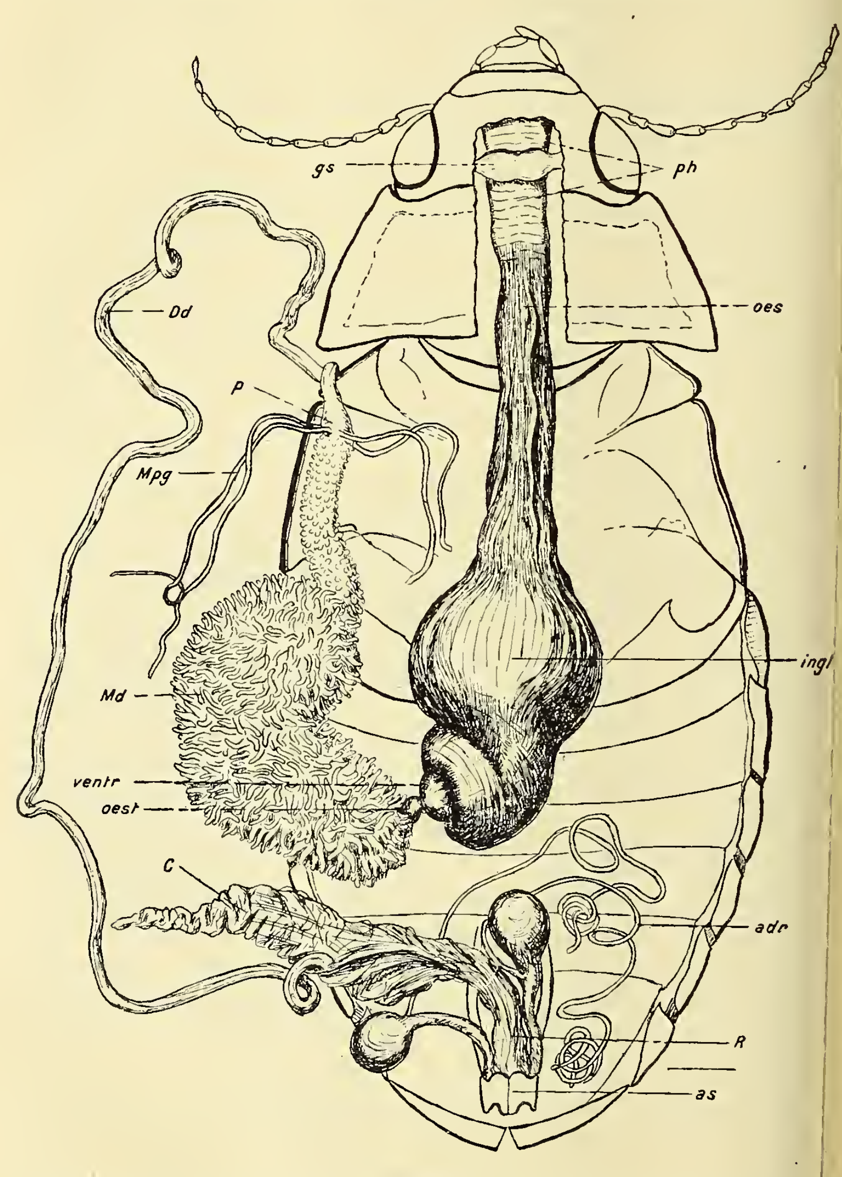


Fig. 1.

Darmkanal der Imago. Kopf und Prothorax des Käfers, die Ventralwand des Meso- u Metathorax und des Abdomens sind in Umrissen angegeben. Mittel- und Dünndarm sind se lich herausgelegt. Vergr. 4:1.
(Erklärung der Bezeichnungen s. S. 286.)

weiteren und infolge der Nachgiebigkeit seiner Rückendecke auch ausdehnungsfähigem Abdomen möglich ist.

Der Kropf zeigt in leerem Zustande tiefe Längsfalten, die die große Ausdehnungsfähigkeit dieses Organes ermöglichen. Seine hintere Partie, die sich in natürlicher Lage nach links wendet (Fig. 1 *ingl*), läßt stets eine taillenförmige Einschnürung erkennen. Der folgende Darmteil, der Kaumagen (*ventr*), der in die auf die Kropftaille folgende Erweiterung eingestülpt erscheint, liegt daher etwas linksseitig vom Kropf. Er zeigt die Form einer Halbkugel mit nach vorn gerichteter Basis, deren nach Außen umgeschlagenen Rand man leicht durch die ihn umfassende Kropfwand durchschimmern sieht. Analwärts setzt sich der Kaumagen in ein schlankes, aber kurzes Rohr fort, welches ihm gleich einer Helmspitze aufsitzt und sich mit einer Wendung nach rechts zwischen die Zotten des Mitteldarms verliert. Es ist der von Deegener (1904) als Oesophagusstiel bezeichnete letzte Abschnitt des Vorderdarms, ein, wie es scheint, den Dytisciden eigentümliches Organ (Fig. 1 *oest*).

Dem zweiten Hauptabschnitt des Darms, dem Mitteldarm (Fig. 1 *Md*), verleihen zahlreiche fingerförmige Blindsäckchen ein eigentümlich zottiges Aussehen.

Er zieht in seiner normalen Lage von der Stelle seines Zusammenhanges mit dem Vorderdarm quer über das Abdomen nach rechts hinüber, senkt sich hier in die Tiefe und nimmt denselben Weg zurück, um sich dann, immer unter den andern Darmteilen bleibend, analwärts zu wenden. Der letzte Abschnitt, der etwa $^1/_3$ der Gesamtlänge des Mitteldarms ausmacht, ist bedeutend schlanker als die beiden vorigen und trägt kürzere, fast nur knöpfchenförmige Blindsäckchen. Seine Grenze gegen den Enddarm wird durch die Einmündung der vier Malpighischen Gefäße bezeichnet.

Biegt man mit einer Nadel die Zotten des Mitteldarms bei Seite, so gewahrt man ein dichtes Netz von Tracheen, welche, sich zwischen den Zotten durchschlängelnd, den Mitteldarm umspinnen.

Am Enddarm lassen sich wieder zwei sehr differente Teile unterscheiden. Der erste ist lang und dünn, und wird allgemein als Dünndarm bezeichnet (Fig. 1 *Dd*). Er beginnt mit einem kurzen, muskulösen Abschnitt von der Gestalt eines Kegels mit nach vorn gerichteter Basis (Fig. 1 *p*), zieht anfangs eine Strecke analwärts und legt sich dann in Windungen, die einen Knäuel quer über den hinteren Teil des Abdomens gelagerter Schleifen bilden, die vor allem durch die sie dicht umwindenden Malpighischen Gefäße zusammengehalten werden. Er

mündet von links in den zweiten Abschnitt des Enddarms, das Rectum, ein (Fig. 1 *R*), einen umfangreichen, losen, gewöhnlich in einen dünnen Zipfel auslaufenden Sack. Da der Dünndarm nicht terminal in den Rectalsack einmündet, sondern seitlich und zwar näher dem Anus als dem Endzipfel des Sackes, kommt es hier zur Bildung eines ansehnlichen Cöcums (Fig. 1 *C*). Die Länge dieses Blindsackes kann bis 2 cm betragen, während die Entfernung von der Dünndarmmündung zum Anus, das eigentliche Rectum, nur 6—7 mm mißt. Bei Entleerung seines Inhalts sinkt das Cöcum unter reicher, unregelmäßiger Faltenbildung in sich zusammen (vgl. Fig. 1 *C*). Seine Lage im Abdomen ist stets linksseitig.

Bei einer Durchschnittslänge des Käfers von 33 mm zeigen die drei Hauptabschnitte des Darmes durchschnittlich folgende Maße. Der Vorderdarm 22 mm, der Mitteldarm 18 mm, der Dünndarm 64 mm, das Rectum (ohne Cöcum) 6 mm. Die Gesamtlänge des Darms beträgt also 110 mm, etwa die $3^1/_2$fache Länge des Käfers. Da *Dytiscus marginalis* ausschließlich von animalischer Nahrung lebt, ist dieses Verhältnis auffallend. Denn es gilt bekanntlich für die carnivoren Insekten als Regel, daß sie einen verhältnismäßig kurzen Darmkanal besitzen, während er bei phytovoren länger zu sein pflegt.

Als ein gutes Vergleichstier wäre hier *Hydrous piceus* L. anzuführen, ebenfalls ein großer Wasserkäfer, der jedoch fast ausschließlich von Algen lebt. Sein Darm mißt nach Bordas 16 cm und ist dreimal so lang wie der Käfer, also verhältnismäßig kürzer als der Darm von *Dytiscus*.

Als Ausnahmen werden als carnivore Insekten mit langem Darm besonders die Carabiden und Dytisciden angeführt. Bei ihnen scheinen somit hinsichtlich der Ausnutzung der aufgenommenen Nahrungsteile andre Verhältnisse zu bestehen, denn bei den Pflanzenfressern wird die größere Länge des Darms auf die schwierigere Verarbeitung der pflanzlichen Nahrung, d. h. ihren geringeren Gehalt an assimilierbaren Stoffen, zurückgeführt.

Biedermann (1898) begründet die Ausnahme eben mit Hinweis auf die genannten Coleopteren mit folgendem Citat nach Leukart: »Wo aber bei tierischer Nahrung die größere Länge des Darms die Aufnahme einer beträchtlicheren Menge von Speisen gestattet, da müssen wir vermuten, daß solche auch bei der gegebenen Lebensweise notwendig sei, daß namentlich die größere Energie der einen oder andern Tätigkeit einen rascheren Verbrauch der Körpersubstanz und damit zugleich einen beträchtlicheren Ersatz bedinge.«

Diese Erklärung setzt voraus, daß die Intensität der Nahrungsaufnahme allein von der Kapazität des Darms abhängig sei. Diese Annahme trifft jedoch für *Dytiscus* im Vergleich mit phytovoren Insekten nicht zu. Bei gutem Ernährungszustand nimmt er von der gereichten Nahrung keineswegs alle Tage etwas zu sich, so daß er dieselbe Nahrungsmenge bei häufigerer Nahrungsaufnahme gewiß mit einem kürzeren Darm bewältigen könnte.

Ich glaube mir die Kapazität des *Dytiscus*-Darms auf andre Weise erklären zu dürfen: In den Tümpeln, in denen der Käfer bisweilen in großer Gesellschaft mit seinesgleichen vorkommt, wird er, vor allem im Winter, oft tagelang vergeblich auf Nahrung ausgehen müssen. Trifft er auf solche, so verschlingt er auf einmal größere Mengen, um sich auf längere Zeit versorgen zu können. Dazu befähigt ihn sein Kropf, in den er die Nahrung in groben Stücken schnell hinunterschlingt. Von hier gelangt diese in den Kaumagen, um dort in kurzer Zeit zu einem feinen Brei verrieben zu werden, der nun von dem voluminösen Mitteldarm verdaut und dem langen Dünndarm absorbiert wird und, wie die Untersuchung gut gefütterter Käfer lehrt, großenteils als Fettgewebe abgelagert wird, welches den Käfer während knapper Zeiten hinreichend ernährt.

Der weite Kropf, der voluminöse Mitteldarm und der der verdauten Nahrung eine sehr große Absorptionsfläche bietende lange Enddarm ermöglichen *Dytiscus*, große Nahrungsmengen auf einmal aufzunehmen, zu verdauen und zu absorbieren.

B. Der Darm der Larve.

Der Darm der Larve zeigt dieselben Hauptabschnitte, wie der der Imago, im einzelnen jedoch, vor allem im ersten Darmteil, bedeutende Abweichungen.

Auf die recht kompliziert gestaltete Mundhöhle folgt ein durch besonders starke Dilatatoren (Fig. 2, *dph*) ausgezeichneter Schlund, der analwärts das Ende des Kopfes nicht erreicht. Daran schließt sich eine kurze und schlanke Speiseröhre (Fig. 2 *oes*), die bald nach dem Eintritt in das erste Thoracalsegment in den Mitteldarm übergeht. Bei der erwachsenen Larve kann man an diesem zahlreiche knopfartige Erhebungen erkennen (Fig. 2 *Md*). Er reicht in geradem Verlauf etwa bis zum sechsten Abdominalsegment, wendet sich dann nach vorn und erreicht im dritten sein Ende.

Der Enddarm entspricht im wesentlichen der für die Imago gegebenen Darstellung (Fig. 2 *Dd*, *R*, *C*).

Der Vorderdarm mißt bei der erwachsenen Larve nur 9 mm, der Mitteldarm 38 mm, der Enddarm 69 mm, wovon 12 auf das Rectum (ausschließlich Cöcum) entfallen. Die Gesamtlänge des Larvendarms beträgt somit 116 mm, würde also etwa der des imaginalen Darmes entsprechen.

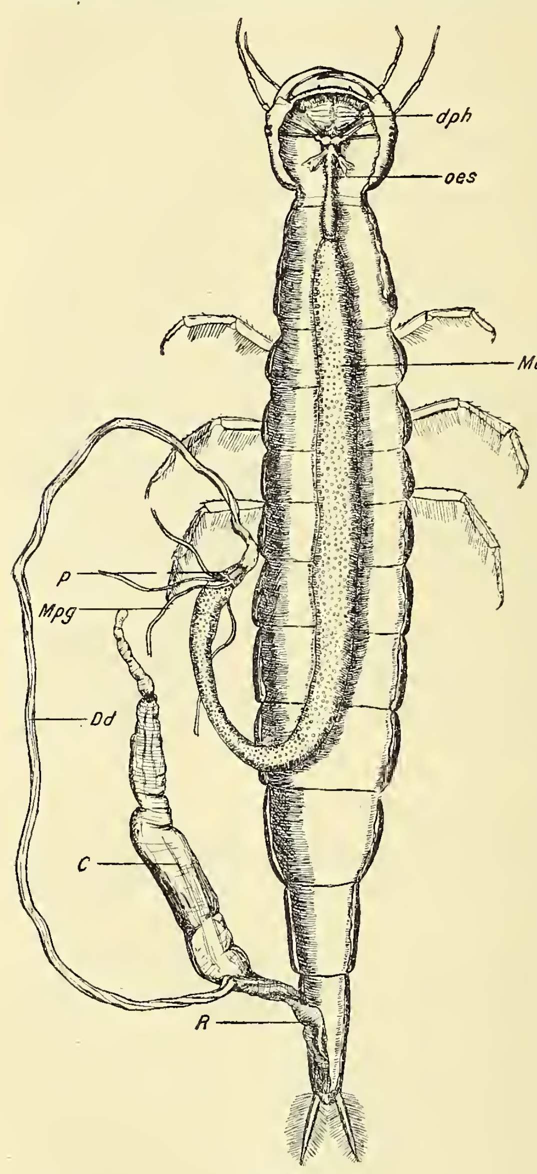


Fig. 2.
Darmkanal der Larve. Wie Fig. 1. Vergr. 3:1.

Die Differenz der Körperlänge von Käfer und erwachsener Larve bei dieser etwa 50 mm darf wegen der völlig abweichenden Gestalt beider wohl unberücksichtigt bleiben.

Wir sehen an der Hand der angegebenen Längenmaße der einzelnen Darmabschnitte bei der Larve eine weitgehende Verschiebung der Längenverhältnisse zugunsten des Mitteldarms, auf Kosten vor allem des Vorderdarms. Da wir im Vorderdarm das Organ für die Nahrungsaufnahme, deren zeitweise Aufspeicherung und mechanische Zerkleinerung, im Mitteldarm das Verdauungsorgan in engerem Sinne zu erblicken haben, kann man schon auf Grund dieser Verschiebung sowohl auf eine andre Art der Ernährung, wie auf eine lebhaftere Verdauungstätigkeit bei der Larve schließen.

Bei dieser fände die oben zitierte Erklärung Leukarts für die Länge des Darms bei carnivoren Insekten eher Anwendung, denn wir haben es hier mit einem sehr lebhaften und hartnäckigen Räuber zu tun, der bereit ist, fast ununterbrochen Nahrung aufzunehmen.

Kropf und Kaumagen wären hier überflüssig, da die Larve ausschließlich die flüssigen Bestandteile ihrer Beutetiere aufnimmt, eine Ernährungsweise, die allerdings deren reichliches Vorhandensein voraussetzt, da sie nur ihre teilweise Verwertung gestattet.

II. Bau und Aufgabe der einzelnen Darmabschnitte.

A. Der Vorderdarm.

1. Der Vorderdarm der Imago.

a. Die Mundhöhle.

Der Vorderdarm beginnt mit der Mundhöhle, die oben von der Oberlippe und dem Gaumen, seitlich von den Mandibeln und Maxillen (Fig. 3 *md*, *mx*) und unten von der Unterlippe, bzw. Zunge (Fig. 3, 5 *gl*) umschlossen wird.

Die schräg nach vorn und unten gerichtete Öffnung kann auf folgende Weise verschlossen werden: Die Oberlippe (Fig. 3 *labr*) legt sich von oben vor die breiten Mandibeln, die, aneinandergelegt, einen einheitlichen breiten Bügel bilden. Die einander zugekehrten Kauflächen der Mandibeln sind nämlich in dem Sinne ungleich gestaltet, daß die Zähne der einen genau in die Vertiefungen der andern hineingreifen. Das dadurch entstehende Scharnier liegt fest auf den miteinander verschränkten Maxillen (Fig. 3 *mx*), deren reiche Borstenbekleidung etwa vorhandene Lücken deckt. Gegen diese wieder preßt sich von unten die Unterlippe (Fig. 3, 5 *gl*), deren Ränder ebenfalls mit Borsten dicht besetzt sind.

Das Dach der Mundhöhle, der Gaumen, wird vorn von der Unterseite der Oberlippe gebildet. Diese trägt zwei Wülste, auf denen sich zahlreiche Geschmacksorgane durch ihre braune Farbe auf der sonst hellen Chitinhaut des Gaumens abheben; kleine, einen Sinnesstift umschließende Ringe, die in Halbmondform je einen dunkelbraunen Geschmackskolben (Fig. 3, 4 *sk*) umstehen, welcher sich mitten auf jedem Wulst erhebt, in die Mundhöhle hineinragend. Beide Wülste sind durch eine flache, von Sinnesorganen freie Furche geschieden (vgl. Fig. 5).

Die hintere Partie des Gaumens bildet einen unpaaren, mächtigen Querwulst (Fig. 3, 5 *hgw*), der von oben den Eingang zu dem hier beginnenden Pharynx deckt. Er hängt tief in das Darmlumen hinein,

von den seitlichen Wänden des Pharynx durch tiefe Winkel (Fig. 6, 7 *gwk*) geschieden.

Auf der Unterseite der Mundhöhle wird die Grenze zum Pharynx durch einen kräftigen braunen Chitinbügel (Fig. 3, 5, 6, 7 *sb*) bezeichnet, der in nach oben offenem Bogen von einem Gaumenwinkel zum andern

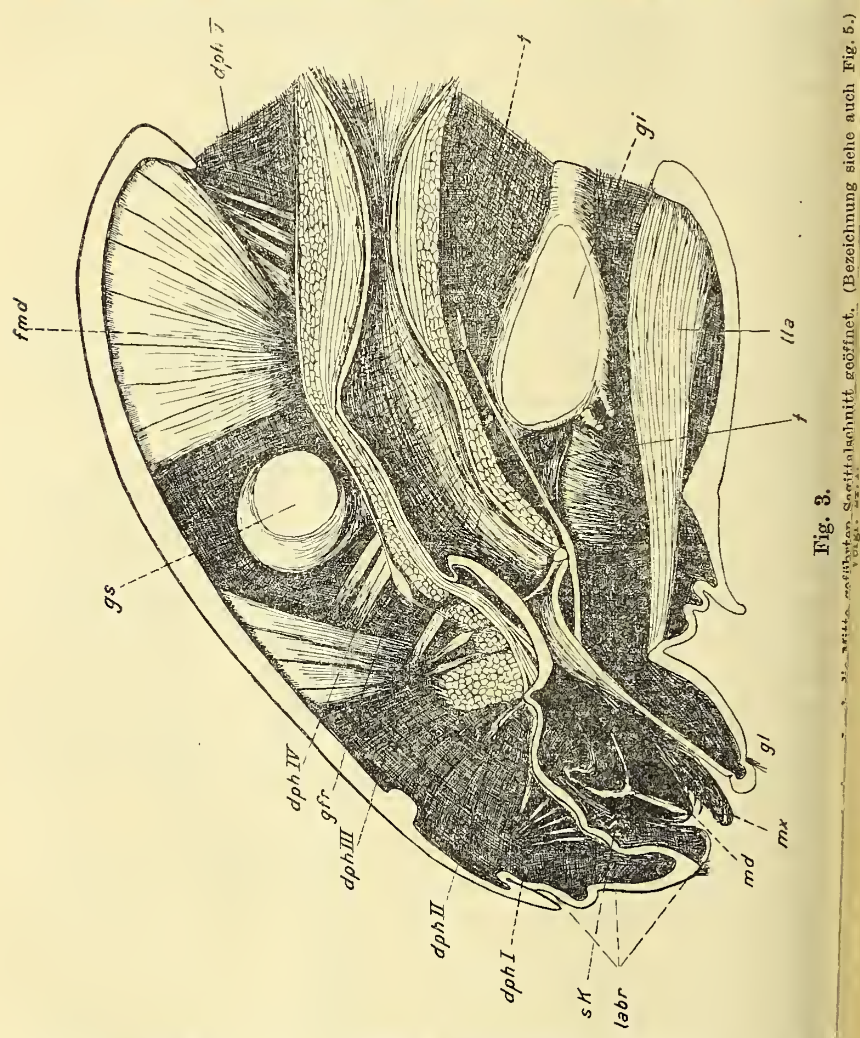


Fig. 3.
... die Mitte geführten Sagittalschnitt geöffnet. (Bezeichnung siehe auch Fig. 5.)

zieht, zugleich etwas aboralwärts ausbiegend. Kurz vor den End dieses Schlundbügels verschmilzt der Gaumen mit der Zunge ((Fig. 7). Der Darm gewinnt hier die Gestalt eines geschlossenen Rohr.

Die Muskulatur der Mundhöhlenwände ist äußerst spärlich. S besteht ausschließlich aus Dilatatoren, d. h. Muskeln, die die Dar-

wand mit der Körperwand verbinden und deren Funktion die Weitung des Darmlumens ist.

Derartige Muskeln kommen bei den Insekten nach Berlese nur am Pharynx und Rectum vor. Die pharyngealen Dilatatoren teilt er in fünf Gruppen: vier dorsale, nämlich 1° Muscoli decorrenti dal labbro superiore alla epifaringe. 2° Dal clipeo alla faringe, 3° Dalla prefronte alla faringe, 4° Dall' occipite alla faringe, und eine ventrale 5° Dal entorium alla faringe«.

Berlese bezieht sich bei seiner Aufzählung der Dilatatoren vorwiegend auf Insekten mit saugenden Mundteilen, deren Dilatatoren, entsprechend ihrer Wichtigkeit als Saugmuskeln, bei diesen am stärksten sind und die meiste Beachtung gefunden haben. Infolgedessen ist es schwierig, die Dilatatoren bei *Dytiscus*, die unter wesentlich andern Bedingungen stehen, mit den von Berlese aufgezählten mit Sicherheit n Einklang zu bringen.

Erwähnt werden diese Muskeln schon von älteren Autoren. So chreibt Burmeister: »Außer den genannten Muskeln (der Mundwerkeuge) finden sich noch einige kleinere, welche den Schlund und Gaumen n seiner Lage erhalten. — Bei den Käfern entspringen sie vom inneren Kopfskelet, und setzen sich am Schlund fest, oder von der Stirn selbst, wenn die Fortsätze des Skelets nicht soweit vorragen. Bei *Dytiscus*, von dessen Kopfskelet bekanntlich zwei lange, gebogene, bis zur Stirn inaufreichende Dornfortsätze entspringen, die den Schlund zwischen ich fassen, kommen sie eben von der inneren Seite dieser Dornfortätze her«. — Diese Angabe ist nicht ganz richtig, denn wie ich auf chnittserien zu konstatieren vermochte, verbinden auch bei *Dytiscus* ie dorsalen Dilatatoren die Darmwand direkt mit der Schädeldecke.

Hinweisen möchte ich an dieser Stelle noch auf die jüngst erchienene Arbeit von A. Bauer über die Muskulatur von *Dytiscus*, ie auch eine kurze Darstellung der Dilatatoren des Pharynx enthält.

Die von Berlese an erster Stelle genannte Muskelgruppe »dall' bbro superiore all' epifaringe« ist bei *Dytiscus* nicht vorhanden.

Dagegen entspricht der zweiten ein breites und tiefes, aber sehr ckeres Bündel ziemlich starker Muskelfasern, welches auf beiden eiten den vordersten Teil des Clypeus mit den beiden mit Geschmacksrganen besetzten Wülsten des vorderen Gaumens verbindet (Fig. 4, ig. 3 *dph I*).

An ihrer Ursprungsstelle am Clypeus dicht gedrängt strahlen die uskelfasern nach unten auseinander und erreichen die Wand der aumenwülste einzeln (Fig. 4). Da eine derartig zerstreute Muskel-

insertion bei den meisten der übrigen Dilatatoren nicht zu beobachten ist, möchte ich annehmen, daß durch sie eine möglichst selbständige Beweglichkeit der einzelnen Partien der mit Geschmacksorganen besetzten Fläche erreicht wird.

Als Antagonist dieser Muskeln ist die die Wülste bekleidende elastische chitinöse Cuticula (Fig. 4 *i*) anzusprechen.

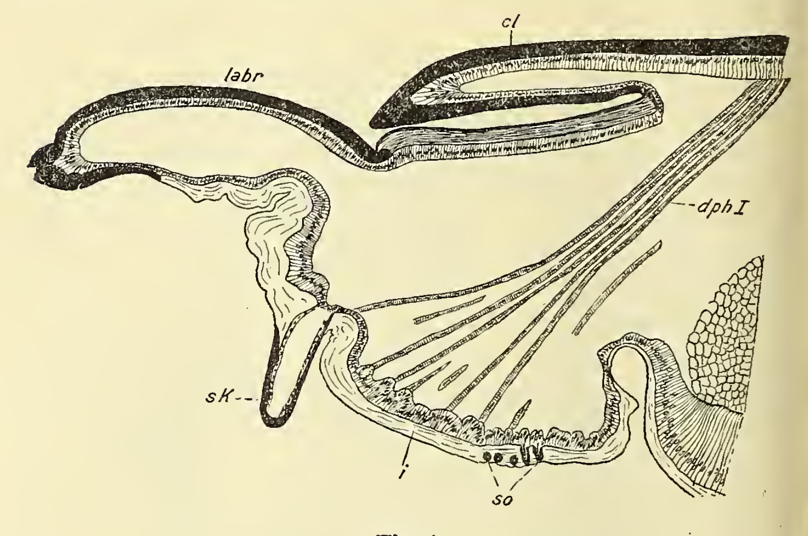


Fig. 4.
Labrum, Sagittalschnitt durch einen Sinneskolben. Vergr. 50:1.

Ein Paar feiner Muskeln inseriert ferner ein wenig vor dem Schlund bügel an der ventralen Wand der Mundhöhle (Fig. 3, 5 *tpa*). »Di beiden entspringen nebeneinander am Tentorium, liegen dicht unte dem Pharynx und inserieren an dessen Unterseite vor dem den Pha rynx stützenden Chitinring, der in der Pharynxwand liegt. Die Ur sprungsstellen beider Muskeln liegen ziemlich dicht bei einander. Ihr Wirkung ist ähnlich der der Dilatatoren; sie erweitern den Pharynx Höchst eigenartig ist die Lagebeziehung dieser Muskeln zu dem be nachbarten Nervensystem; sie ziehen zwischen Quercommissur (Fig. *noe*) und Unterschlundganglion (Fig. 3, 5 *gi*) hindurch, was auch Li NARD beobachtete bei *Dytiscus*« (A. Bauer, 1910). Diese Muskel meint Berlese mit den Dilatatoren der fünften Gruppe (*Ph* 5, S. 897 wie der Hinweis auf Fig. 577, S. 508, beweist. Entsprechend bezeichn ihn Bauer als »Tentorio-pharyngealis«.

Wie weiter unten gezeigt werden wird, auch von Bauer fes gestellt wurde, ist dieses keineswegs das einzige ventrale dilatatorisc

Muskelpaar. Vielmehr gehen ziemlich zahlreiche Muskelstränge vom Tentorium auch zu dem hinteren Teil des Pharynx. Zum Unterschied von diesen bezeichne ich ihn als Tentorio-pharyngealis anterior (Fig. 3, *tpa*).

Als Antagonist kann abermals nur die Elastizität der Intima in Betracht kommen.

b. Der Pharynx.

Die vordere Grenze des Pharynx wird, wie oben dargestellt, durch en dorsalen Querwulst (Fig. 3, 4 *hgw*) und den ventralen Bügel (*sb*) emlich scharf bezeichnet, während bei andern Insekten der Überang von der Mundhöhle in den Schlund meist unvermittelt zu sein heint. Die hier als Schlundbügel bezeichnete Chitinspange dürfte ne beschränkte Verbreitung besitzen.

In der Bestimmung der hinteren Pharynxgrenze herrscht in der nschlägigen Literatur z. Z. noch keine Einstimmigkeit. Deegener ıd Mc Dunnough sehen diese in dem Schlundnervenring gegeben; erlese dagegen schreibt: «il tratto faringeo decorre alla retrobocca foro occipitale».

Eine geeignete Grundlage für eine einheitliche Auffassung in diesem ınkte bietet eine Definition, die bereits 1882 Burgess vorschlug: hat the pharynx in insects should be defined as the muscular portion the alimentary canal between the mouth and the oesophagus which hung in the cranium by special suspensory muscles".

Für die Imago von *Dytiscus*, wie wohl für die meisten Insekten, cken sich beide Definitionen, während die von Berlese auf die *tiscus*-Larve nicht anwendbar ist.

Der Pharynx des Käfers ist ein dorsoventral gewöhnlich stark geplatteter Schlauch, der mehrere regelmäßige Längsfalten besitzt, allerdings erst auf Schnitten sichtbar werden (Fig. 6, 7, 8, 9), da dichter Ringmuskelmantel die Falten verdeckt.

Die ins Darmlumen vorspringenden Innenfalten werde ich in der samten folgenden Darstellung als Wülste bezeichnen, die diese be-nzenden Außenfalten kurzweg als Falten.

Durch den Schlundnervenring werden am Pharynx zwei Abschnitte zeichnet, die ich als Vorder- und Hinterpharynx unterscheide (Fig. 3, *pha*, *php*), da sie in ihrem Bau und in ihrer Funktion eine gewisse bständigkeit bekunden.

Den Eingang zum Pharynx begrenzt, wie bereits erwähnt wurde, ı unten und von beiden Seiten der Schlundbügel (Fig. 3, 5 *sb*), in

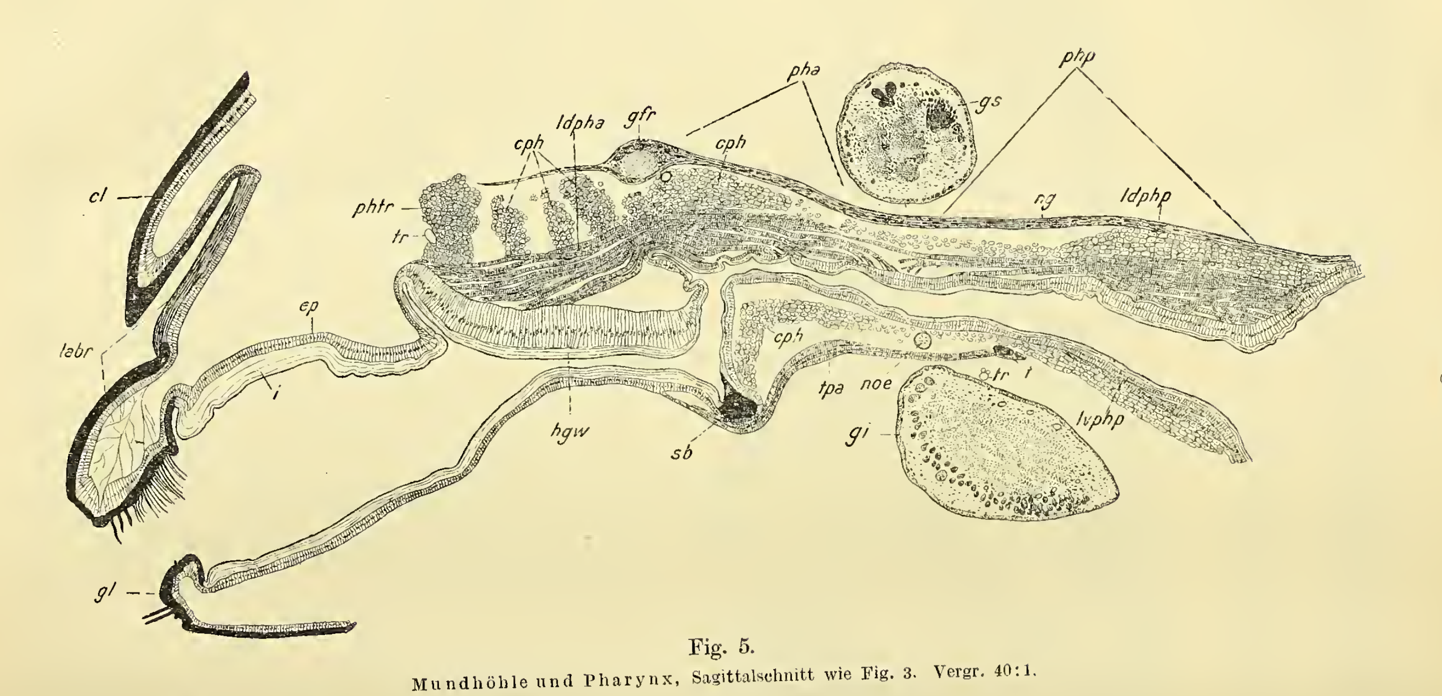


Fig. 5.
Mundhöhle und Pharynx, Sagittalschnitt wie Fig. 3. Vergr. 40:1.

den von oben der Wulst des hinteren Gaumens (Fig. 3, 5 *hgw*) hineinragt. Der Schlundbügel ist die stabile Schwelle des Pharynx, während der Wulst, gegen diesen beweglich, aktiv seinen Verschluß bewerkstelligt, und zwar geschieht dieses durch seine reiche und komplizierte Muskulatur, die sich aus folgenden Muskeln zusammensetzt:

Ein sehr starker Quermuskel verbindet, über die vorderste Partie des Wulstes hinziehend, beide Gaumenwinkel miteinander (Fig. 3, 5, 6 *phtr*). Er wird bei seiner Kontraktion diese einander nähern, und, da die nahen Enden des festen Schlundbügels ein Heben der Mund-

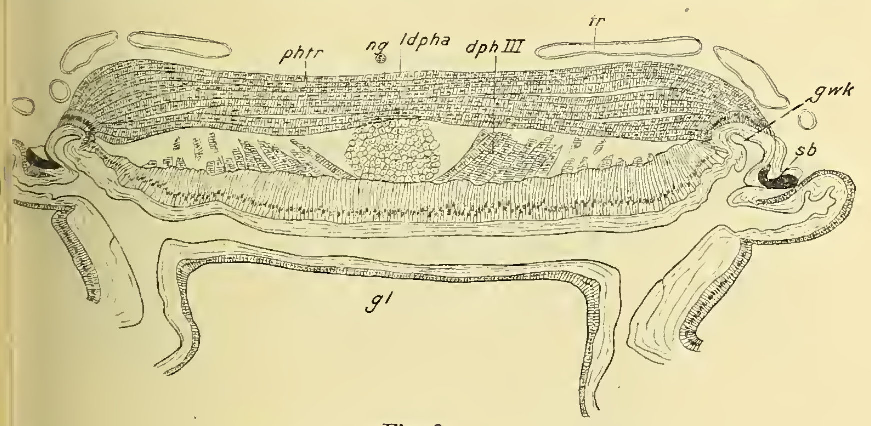


Fig. 6.
Hinterer Gaumenwulst, erster Querschnitt. Vergr. 47:1.

vinkelpartien verhindern, den Wulst in den Bogen des Schlundbügels vorwölben.

Derartige Quermuskeln scheinen an dieser Stelle des Pharynx uch bei andern Insekten vorzukommen. So beschreibt Krüger (1910) inen Muskel am Pharynx des *Claviger testaceus* Preyssl., der »quer von der rechten zur linken in die Höhe gebogenen Seite des Hypopharynx, der sich zu Muskelansatzstellen verbreitert«, verläuft. Der Name Musculus transversalis pharyngis (*trph*, Fig. 3, 5, 6) dürfte ihn indeutig bezeichnen.

Die folgenden, ihm parallelen, umspannen als Ringmuskeln das chlundrohr (Fig. 3, 5, 7 *cph*). Sie ziehen hinter dem Bügel und diesem arallel vom Gaumenwulst nach der ventralen Darmwand herum.

Unter den genannten verläuft dorsal ein medialer kräftiger Längsmuskel (Fig. 3, 5, 6, 7 *ldpha*), dessen Elemente sämtlich an der vorderen ach vorn aufsteigenden Wand des Gaumenwulstes inserieren (Fig. 3, 5), ber die Querfalte, die diesen von der folgenden dorsalen Pharynx-

wand scheidet, hinwegziehen und an dieser sich anheften (Fig. 5). Dieser Muskel wird den Gaumenwulst aboralwärts bewegen.

Eine gemeinsame Kontraktion der genannten Muskeln des Gaumenwulstes (Fig. 3, 5, 6 *phtr, cph, ldpha*) wird diesen in den Schlundbügel hineinwölben und ihn zugleich nach hinten ziehen. Eine solche Bewegung wäre geeignet, den Eingang zum Pharynx fest zu verschließen, in dem sie den Wulst in den etwas zurückliegenden Bügel preßt. Außerdem dürfte sie dazu dienen, die Nahrungsbissen über den Schlundbügel hinweg in das eigentliche Schlundrohr zu befördern.

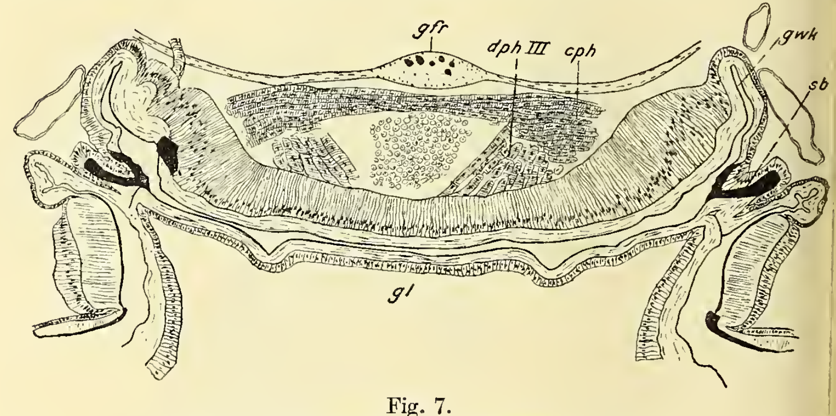


Fig. 7.
Hinterer Gaumenwulst, zweiter Querschnitt. Vergr. 47:1.

Als Antagonisten der bisher genannten Muskeln wirken zahlreiche Dilatatoren, die wohl sämtlich der dritten Gruppe Berleses zuzurechnen wären.

Vor dem Quermuskel (*phtr*) inseriert auf der Höhe der den Gaumenwulst vorn begrenzenden Falte ein sehr flaches, aber ziemlich breites Bündel feiner Muskeln (Fig. 3 *dph II*), die diese an der Stirn befestigen. Wie alle Dilatatoren, ist auch dieser paarig und läßt die Mittellinie der dorsalen Darmwand frei (vgl. Fig. 5). Er wirkt wohl vor allem als Antagonist des Längsmuskels (*ldpha*).

Hinter dem Quermuskel greifen mehrere starke, geschlossene Muskelbündel durch die Ringmuskulatur (Fig. 3, 5 *cph*) des Gaumenwulstes hindurch in gleichmäßiger Verteilung an dessen Wand und verbinden diese mit der Stirn. Sie wirken, indem sie durch Weiten des Darmlumens eine gewisse Saugkraft ausüben werden, wie alle folgenden, wohl mit als Schluckmuskeln. Sie heben den Wulst und öffnen den Eingang zum Pharynx (Fig. 3, 6, 7 *dphIII*) (vgl. Bauer Fig. 1 *dph*).

Hinter der den Gaumenwulst hinten begrenzenden Querfalte (Fig. 3, 5) beginnt das eigentliche Schlundrohr. Es ist vor allem durch einen kräftigen Ringmuskelmantel ausgezeichnet, der, es fest umschließend und über alle Falten hinwegziehend (Fig. 8, 9 *cph*), wohl in erster Linie durch peristaltische Kontraktionen die Nahrung in den Oesophagus zu treiben hat. Das vom Gaumenwulst auf den Vorderpharynx hinüberziehende Längsmuskelbündel liegt hier in einem Längswulst, der gewöhnlich weit ins Darmlumen vorspringt und Querschnitten durch den Pharynx für dessen ganzen Verlauf ein charakteristisches Aussehen verleiht (Fig. 8, 9).

Auf beiden Seiten des Längsmuskels greifen im Vorderpharynx kräftige Dilatatoren in den Wulst hinein (Fig. 3 *dphIV*). Kurz vor

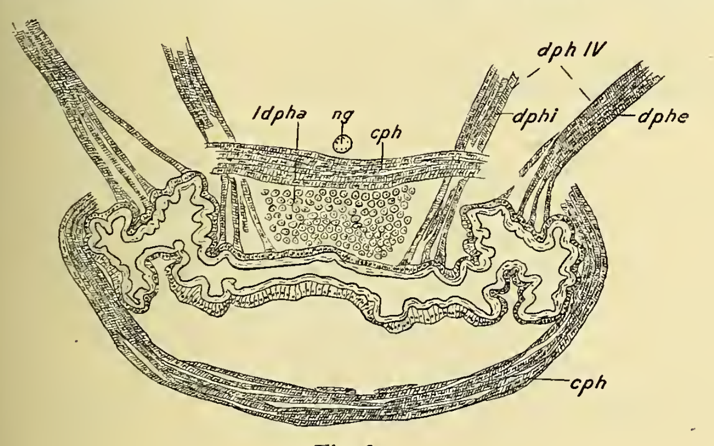


Fig. 8.
Vorderpharynx, Querschnitt. Vergr. 62:1.

em Eintritt des Pharynx in den Schlundnervenring tritt dazu noch n äußeres Paar, welches auf der Höhe der den Längswulst einschließenen Falten inseriert und von dort mehr in seitlicher Richtung nach der tirnwand zieht (Fig. 8 *dphe*).

Während die in den Längswulst hineingreifenden Muskelpaare 'ig. 8 *dphi*) diesen aus dem Lumen herausheben, werden die äußeren e Falten des Pharynx nach den Seiten auseinanderziehen.

Der Eintritt des Pharynx in den Schlundnervenring kündet sich urch ein Zurückgehen der gesammten Muskulatur an (Fig. 3, 5). Die ilatatoren gehen sehr nahe an das Oberschlundganglion heran 'ig. 3 *gs*), fehlen aber natürlich innerhalb des Nervenringes ganz. benso verschwindet das Längsmuskelbündel bis auf wenige Fasern 'ig. 5), um allerdings sofort wieder an Stärke zu gewinnen. Auch die

Ringmuskulatur flacht erheblich ab, wird jedoch ebenfalls hinter dem Nervenring sofort wieder stärker.

Der Längsmuskelstrang des Hinterpharynx (Fig. 3, 5, 9 *ldphp*) übertrifft in der Mitte dieses Abschnitts den des Vorderpharynx noch an Mächtigkeit, obschon man auch an jenem an der Stelle seiner stärksten Entwicklung über 100 Muskelstränge zählen kann. Dementsprechend springt der dorsale Längswulst hier besonders weit ins Darmlumen vor (Fig. 9). Ihm steht ein ventraler gegenüber, der ein etwas schwächeres Längsmuskelbündel birgt (Fig. 3, 5, 9 *lvphp*). Beide Muskelstränge und damit auch die sie bergenden Längswülste erreichen etwa in der Mitte des Hinterpharynx ihre mächtigste Entwicklung, um weiter aboralwärts wieder zu einer einfachen Längsmuskellage, wie sie im Oesophagus vorliegt, abzuflachen (Fig. 3, 5 *ldphp, lvphp*).

Die Längsfaltenbildung ist im Hinterpharynx im allgemeinen am reichsten und regelmäßigsten (Fig. 9) und bei vielen Insekten zu be-

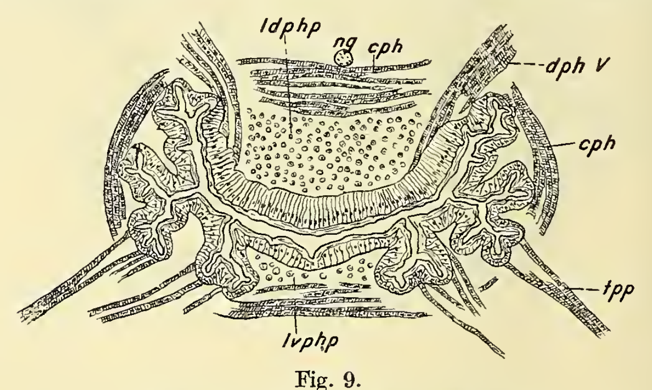


Fig. 9.
Hinterpharynx, Querschnitt. Vergr. 62:1.

obachten. So beschreibt Mc Dunnough, der diesen Teil wie gesagt schon zum Oesophagus rechnet, hier für *Chrysopa perla* sechs Längsfalten, die das Lumen beinahe ausfüllen und weist auf die gleichen Befunde Balbianis bei Myriopoden, Frenzels und Deegeners bei Coleopteren, van Gehuchtens bei Dipteren und Marshall bei Orthoptheren hin.

Die tief in das Lumen einspringenden Wülste, besonders der dorsale und ventrale (Fig. 9) bewirken in der Tat eine bedeutende Verengerung des Lumens und können bei entsprechender Muskeltätigkeit augenscheinlich den Verschluß dieser Darmpartie herbeiführen. Da die Längsmuskeln mit Ausnahme der wenigen Stränge, die sich auf den Oesophagus fortsetzen, an der vorn und hinten absteigenden Wan

der Längswülste (Fig. 3, 5) inserieren, kann ihre Kontraktion bei gleichzeitiger Tätigkeit der hier sehr starken Ringmuskulatur nur ein Vorwölben der Wülste ins Darmlumen und ein gegenseitiges Aneinanderpressen derselben bewirken.

Ich möchte daher im Hinterpharynx in erster Linie einen Verschlußapparat gegen den Oesophagus erblicken, der ein Rücktreten der Nahrung aus dem Kropf zu verhindern hat. Darauf weisen auch die steil nach hinten gerichteten Borsten, die den dorsalen Wulst des Hinterpharynx bekleiden und die feine Kerbung seiner Intima (Fig. 10).

Außerdem mögen die Längswülste auf die hier passierenden Nahrungsbissen eine quetschende und formende Wirkung ausüben, vielleicht auch, wie McDunnough für *Chrysopa* annimmt, »durch die sich aneinander reibenden Faltenwände« etwas zur Zerkleinerung der Nahrung mit beitragen.

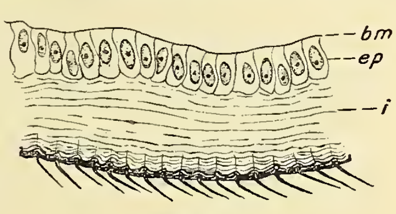


Fig. 10.
Dorsalwand (Epithel und Intima) des Hinterpharynx, Sagittalschn. Vergr. 400:1.

Die Antagonisten der Schließmuskeln dieses Abschnitts sind wiederum zahlreiche starke Dilatatoren, die hier dorsal und ventral an die Darmwand angreifen (Fig. 3, 9 *dph V*, 9 *tpp*).

Die dorsalen Dilatatoren (vierte Gruppe nach Berlese) entspringen hinter dem großen Flexor mandibulae (s. A. Bauer) (*fmd*, Fig. 3) an der Hinterhauptswand und inserieren an der dorsalen Wand des Hinterpharynx (Fig. 3 *dph V*). Sie greifen vor allem in den dorsalen Wulst hinein (Fig. 9 *dph V*).

Ventral befestigen zahlreiche Dilatatoren den Darm am Tentorium (Fig. 9 *tpp*), entsprechend der wachsenden Entfernung von diesem anfangs kurze, weiter analwärts längere Muskeln, die, im allgemeinen ziemlich zerstreut und in Einzelbündel aufgelöst, teils in die Wülste hineingreifen, teils auf den Falten inserieren. Diese Muskelgruppe läßt Berlese unerwähnt.

Die Wirkungsweise der Dilatatoren wird nach dem für die früheren Abschnitte gesagten keiner weiteren Erläuterung bedürfen.

Die gesamte Pharynxmuskulatur, so kompliziert im einzelnen, läßt doch die dem ganzen System zugrunde liegenden Prinzipien leicht erkennen. Die Dilatatoren ziehen die Darmwand nach vier Richtungen auseinander, je rechts und links nach oben und außen, bzw. (im Hinterpharynx) nach unten und außen. Sie dienen zugleich als Aufhängemuskeln des Pharynx in der Kopfhöhle.

Die Ringmuskeln dagegen pressen das Darmrohr zusammen, entweder durch successive Kontraktionen Nahrungsbissen in den Oesophagus treibend, oder den Darm an gewissen Stellen fest verschließend unter Mitwirkung der die Darmwand ins Lumen vorwölbenden Längsmuskelstränge.

Durch die Teilung des dorsalen Längsmuskels in einen pro- und einen postcerebralen Strang wird augenscheinlich vermieden, daß eine zu mächtige Muskulatur das Schlundrohr an der Stelle verenge, wo seiner Dilatation durch den Nervenring von außen Grenzen gesetzt sind. Denn die Größe der Bissen, die der Käfer zu schlucken pflegt, erfordert gegebenen Falls eine beträchtliche Weitung des Schlundrohrs. Ob dies allerdings die primäre Ursache für die vorliegende Teilung des Längsmuskels sei, bleibt natürlich dahingestellt.

Die im Vorderpharynx fehlenden ventralen Dilatatoren, wenn man von dem am Hypopharynx inserierenden Tentoriopharyngeale absieht, ersetzt gewissermaßen der Schlundbügel, indem er der ventralen Darmwand Halt verleiht. Im Hinterpharynx würden die dorsalen Dilatatoren statt der dorsalen Darmwand allein das ganze Schlundrohr in die Höhe heben, wäre dessen ventrale Wand nicht am Tentorium befestigt.

Die den Pharynx auskleidende Intima ist bis auf den dorsalen Wulst des Hinterpharynx glatt, frei von jeder Borstenbildung. Be reifen Käfern ist sie von beträchtlicher Stärke, während das Epithe stark reduziert ist (Fig. 10 *i*, *ep*). In den Fig. 4—9 kommt dieses Ver hältnis nicht zum Ausdruck, da sie nach Schnitten durch den Kop eben ausgeschlüpfter Käfer hergestellt sind. Solche wurden deshal verwendet, weil deren noch nicht ausgehärtetes Chitin ein bequeme Schneiden gestattet und allein Schnitte durch den ganzen Kopf ein wandfreie Bilder vom Verlauf vor allem der Dilatatoren geben. Di Intima ist also hier auf einer ziemlich tiefen Stufe ihrer Entstehun festgehalten.

Demselben Umstand ist die eigentümliche Lagerung der ventrale Ringmuskeln, wie sie Fig. 8 (*cph*) zeigt, zuzuschreiben. Ich erhie dieses Bild auf sämtlichen Schnitten dieser Partie bei allen jung Käfern und habe es daher wie vorliegend darstellen zu müssen g glaubt. Ob es sich hier um einen für eine bestimmte Entwicklung stufe normalen Zustand oder um eine durch die Konservierung ve ursachte Verzerrung handelt, muß ich dahingestellt sein lassen. Bi reifen Käfern liegt natürlich, wie ich übrigens auf Schnitten festgeste habe, die Muskulatur auch hier der Darmwand dicht an.

c. Der Oesophagus.

Der Oesophagus ist ein einfaches Rohr von fast kreisförmigem, meist dorsoventral etwas abgeplattetem Querschnitt (Fig. 11) und, im Vergleich zum Pharynx, stets weitem Lumen. Seine Wand ist

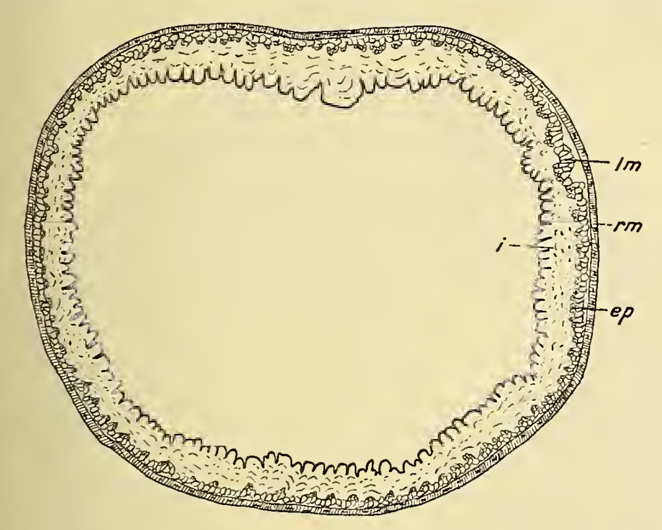


Fig. 11.
Oesophagus, Querschnitt. Vergr. 62:1.

ein gefaltet und besteht aus einer starken Intima (Fig. 11 *i*) und inem relativ äußerst niedrigen Epithel (Fig. 11 *ep*), welche von einer nneren, sehr dichten aber einfachen Längsmuskellage (*lm*) und einer ußeren ebensolchen Ringsnuskellage (*rm*) umschlossen verden. Tiefere Falten sind im orderen Teil des Oesophagus n der Regel nicht vorhanden, reten aber, wenn man ihm boralwärts folgt, unter gleicheitiger Weitung des Darmohrs immer reichlicher auf.

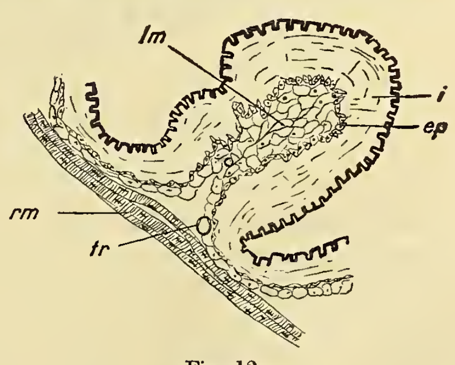


Fig. 12.
Kropfwandfalte, Querschnitt. Vergr. 160:1.

d. Der Kropf.

Der Kropf unterscheidet ich vom Oesophagus, gegen en er nicht scharf abzugrenzen ist, durch die beträchtlichere Weite

seines Lumen, bzw. durch seine reichlichen und tiefen Falten (Fig. 1 *ingl*), außerdem durch die feine Kerbung seiner Intima (Fig. 12 *i*), die in der Flächenansicht durch die sternförmige Umrandung der durch die Kerbung verursachten kleinen Buckel eigentümlich gefeldert erscheint. In der Regel ziehen (Fig. 12) die Ringmuskeln glatt über die Falten fort, doch konnte ich auch beobachten, daß ihre Enden in diese hinein-

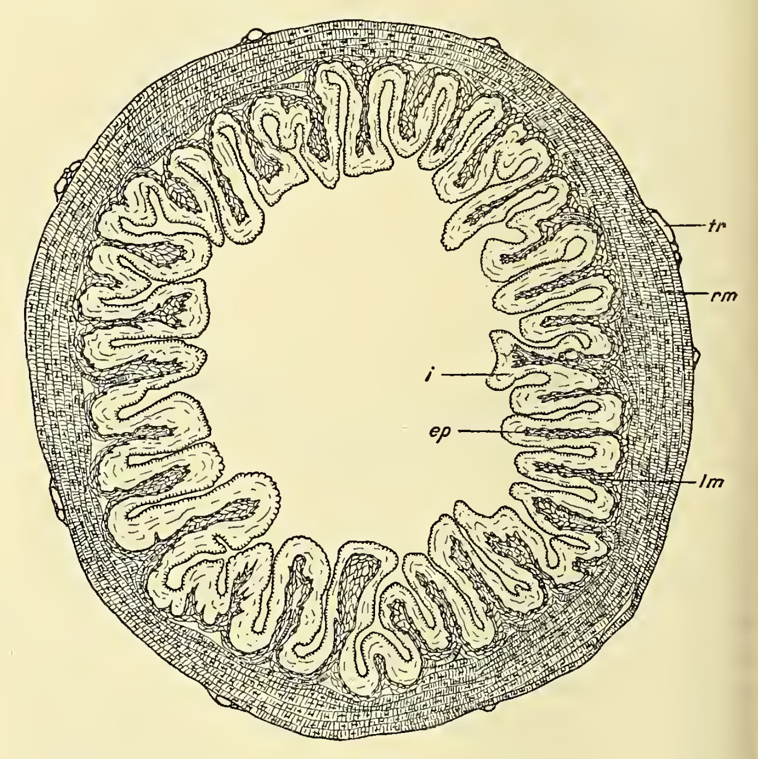


Fig. 13.
Kropftaille, Querschnitt. Vergr. 62:1.

greifen, um dort zu inserieren. Es wird dadurch ein innigerer Zusammenhang zwischen Muscularis und Darmwand herbeigeführt, von dem diese in diesem Abschnitt besonders starken Formveränderungen ausgesetzt ist. Die Längsmuskeln verlaufen hauptsächlich in den Falten (Fig. 12 *lm*), in die auch zahlreiche feine Tracheenäste eindringen (Fig. 12 *tr*). Eine Strecke vor dem aboralen Ende des Kropfes gewinnt die Ringmuskulatur mehr und mehr an Mächtigkeit, engt den Kropf erheblich ein und zwingt dadurch seine Wand zur Bildung starker Falten (Fig. 13), kehrt jedoch bald zu derselben geringen Mächtigkeit

zurück, die sie im Oesophagus besaß, indem zugleich eine abermalige Erweiterung des Kropfs eintritt, in welche sich der Kaumagen einstülpt. Die etwas schematisierte Darstellung eines Längsschnitts durch den gesammten Vorderdarm ausschließlich Pharynx, wie sie in Fig. 14 vorliegt, wird eine bequeme Übersicht dieser Verhältnisse bieten.

Die Bedeutung der Kropftaille dürfte schwerlich mit Sicherheit zu erkennen sein. Die starke Ringmuskulatur würde auf einen Verschlußapparat deuten, doch nach den auf Querschnitten vorliegenden Bildern erscheint ein Zusammendrängen der Innenfalten bis zum völligen Verschluß des Lumens unwahrscheinlich, wie der in Fig. 13 dargestellte Querschnitt, der der engsten Partie der Kropftaille entnommen ist, wohl erkennen läßt.

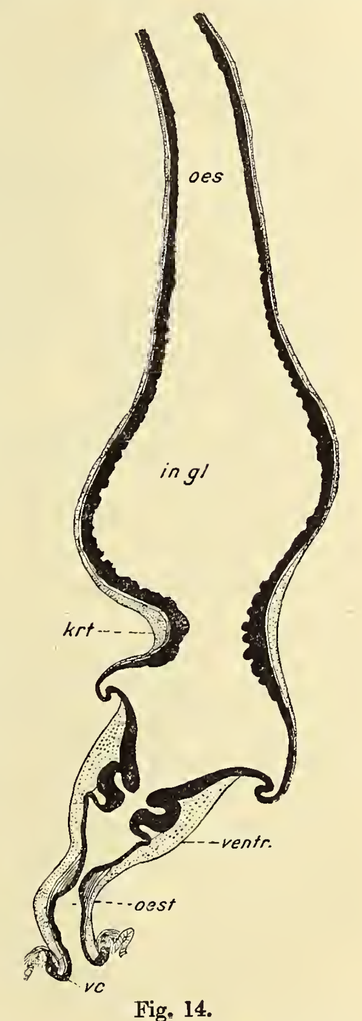


Fig. 14.
Oesophagus, Kropf, Kaumagen, Oesophagusstiel. Längsschnitt. Etwas schematisch. Intima + Epithel schwarz.

e. Der Kaumagen.

Bei vielen Insekten, besonders bei den ametabolen und den Imagines der metabolen, stets nur bei Formen mit kauenden Mundwerkzeugen (Berlese), findet sich am Ende des Vorderdarms ein besonderes Organ, welches sich durch die Stärke seiner chitinösen Intima, die meist zahlreiche zahnartige Bildungen trägt, und einen starken Muskelmantel auszeichnet. Auf Grund dieser Struktur hielt man dieses Organ für einen Kauapparat und nannte es den Kaumagen (proventriculus, gésier, ventriglio).

Die Anordnung der chitinösen Zähne ist durch die Faltung der Darmwand bedingt. »Die Falten«, schreibt Burmeister, »sind keineswegs zufällig, sondern durchaus regelmäßig und nach den Familien verschiedenartig gebildet.« Bei vielen Coleopteren (Cicindeliden, Carabiden, Dytisciden, Hydrophiliden)

herrscht die Vierzahl in den Falten vor, bei andern Formen (z. B. allen Orthopteren) die Sechszahl. Wie schon STRAUS-DUERKHEIM angibt, alternieren gewöhnlich gleiche Leisten.

Der Kaumagen der Dytisciden wurde von BORDAS (1901) untersucht. Leider ist es bei dem Fehlen erläuternder Figuren — die Darstellung erschien in Form einer vorläufigen Mitteilung — fast unmöglich, sich von dem Kaumagen von *Acilius sulcatus*, den er speziel beschreibt und dessen Chitinzähne er als am stärksten entwickelt bezeichnet, ein deutliches Bild zu machen. Im allgemeinen Bauplan stimmt der Kaumagen von *Acilius*, ebenso der von *Cybister Roesel* (Deegener 1904) mit dem von *Dytiscus marginalis* überein, doch bestehen im einzelnen nicht unwesentliche Differenzen, auf die ich im folgendem jedoch nur in prinzipiell wichtigen Punkten werde eingehen können, da die Kompliziertheit des Organs seine Darstellung ohnehin sehr erschwert.

Die alte Ansicht von der Funktion des Proventrikels als eines Kauapparats wurde von PLATEAU (1874) bekämpft und unter seinem Einfluß von einer großen Anzahl von Autoren fallen gelassen. Noch in diesem Sommer (1910) schreibt E. KRÜGER in einer bereits weiter oben erwähnten Arbeit: »Die alte Ansicht, daß der Proventriculus ein 'Kaumagen' sei, zu der man gekommen war dadurch, daß man Zähne in seinem Innern fand, ist wohl jetzt von allen Forschern aufgegeben. Man sieht in ihm nur noch einen Apparat, der das Zurückgleiten der Speise aus dem Mesenteron verhindern soll, — eine Ansicht, die mein Befund vollkommen bestätigt; die Haare« — die ihn bei *Claviger testaceus* auskleiden — »wirken wie eine Reuße, zum Zerkleinern der Nahrung sind sie aber nicht geeignet.« So KRÜGER.

In der Tat scheint der »Kauapparat« bisweilen stark rückgebildet und das Organ von untergeordneter Bedeutung zu sein, so z. B. unter den Orthopteren, die sonst einen gut entwickelten Kaumagen besitzen, bei Phasmiden und Acridiern (BORDAS).

Das gestattet jedoch nicht den Schluß, daß ihm eine wichtige Rolle bei der Zerkleinerung der Nahrung allgemein abzusprechen sei und eine derartige Verallgemeinerung, wie sie KRÜGER unter Berufung auf die Literatur, aber unter Vernachlässigung der Meinungen einer ganzen Anzahl neuerer Autoren, wagt, ist nicht berechtigt. Denn in Wahrheit treten gerade in neuerer Zeit einschlägige Arbeiten für die alte Auffassung von der Funktion des Kaumagens ein, so BORDAS (189?), DEEGENER (1904), FRITZ SCHIMMER (1909), vor allem aber BERLESE (Gli insetti, 1908), der dem Kaumagen neben den andern ihm zu-

schriebenen Funktionen als Sieb- und Verschlußapparat auch die des Kauapparates durchaus gewahrt wissen will. («Probabilmente l'uno

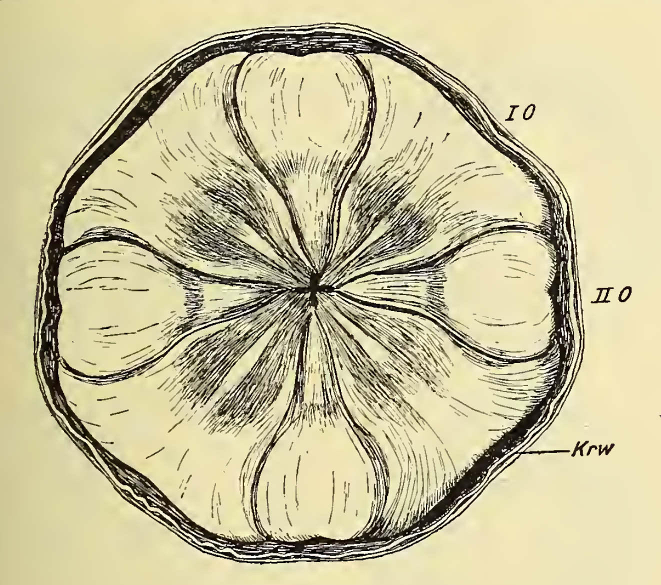


Fig. 15.
Kaumagen, von seiner oralen Seite gesehen. Vergr. 24 : 1.

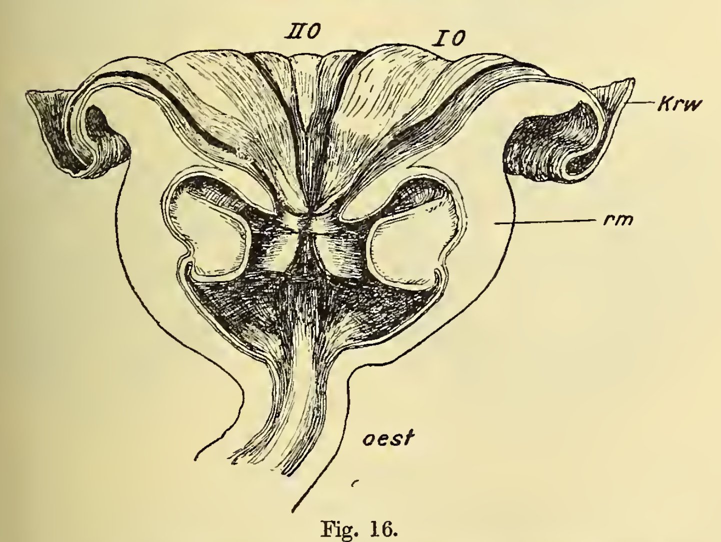


Fig. 16.
Kaumagen, durch Längsschnitt durch zwei Leisten II. O. geöffnet. Vergr. 24 : 1.

l'altro ufficio sono in atto e sopratutto quello di spappolare il cibo in modo da venderlo atto ad essere impregnato dai

succhi digestivi del mesenteron. Certo è che il ventriglio così armato non si trova nei succhiatori.»)

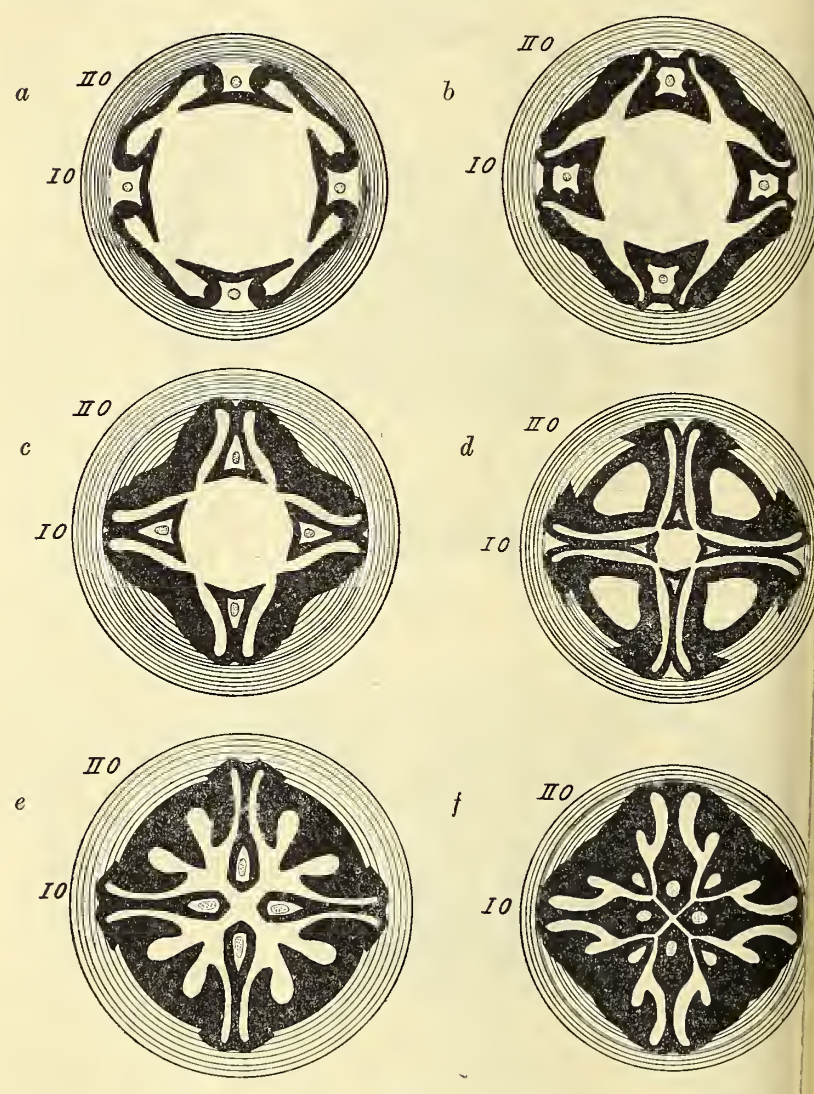


Fig. 17 *a—f*.

Kaumagen *a—f*, Querschnitte. *l*, Längsschnitt durch zwei Leisten *IO*, *m IIO*. Schematisi[…] wie Fig. 14. Die Höhe der Querschnitte ist in *l* und *m* bezeichnet.

Die Darstellung des Kaumagens von *Dytiscus*, der ich mich n[…] zuwende, wird, so hoffe ich, seine Funktion als Kauapparat ersic[…] lich machen.

Der Kaumagen ist der morphologisch höchstentwickelte und kompliciertestе Teil des ganzen Darmkanals.

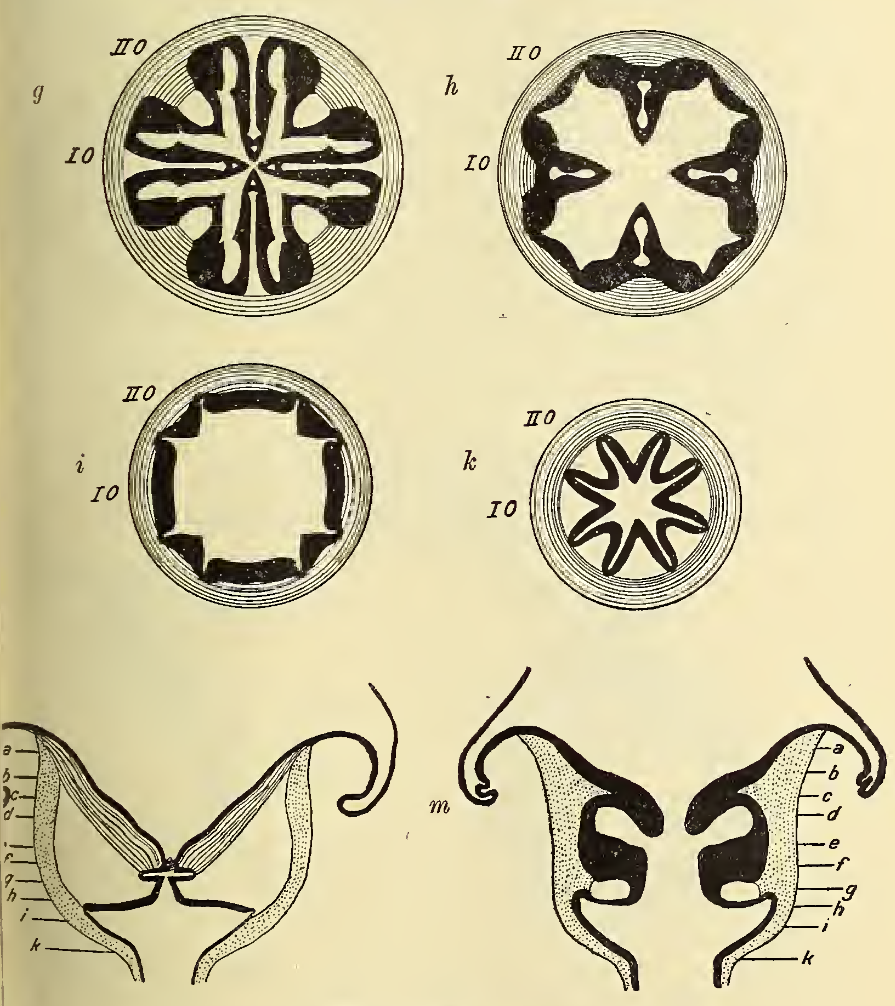


Fig. 17 *g—m*.

Kaumagen *g—m*, Querschnitte. Erklärung hierzu S. 204.

Seine oralwärts gerichtete weite Öffnung ist mit einem Deckel versehen, der von acht zierlichen, etwa dreieckigen Chitinplatten gebildet wird (Fig. 15), von denen vier vordere (*IO*) mit ihren seitlichen Rändern, die andern vier ihnen interponierten (*IIO*) zum Teil verdecken. Man erhält so das Bild einer nach der Vierzahl gebauten Blüte. Die vier vorderen Platten entsprächen den Blumenblättern,

im Anschluß an Deegener nenne ich sie Platten erster Ordnung, die tiefer liegenden Platten zweiter Ordnung den Kelchblättern.

Die Platten *IO*, die nach der Mitte des Deckels hin diejenigen *II. O.* ganz verdecken (Fig. 15), lassen dort nur eine enge kreuzförmige Öffnung frei, die in die Tiefe des Kaumagens führt.

Der ganze Kaumagendeckel zeigt in seiner Mitte eine weite, ziemlich flache Delle, während sein Rand, und zwar der Außenrand sämtlicher Platten, nach außen umgeschlagen ist und sich in der so entstehenden Ringfalte mit der Kropfwand (Fig. 15, 16 *Krw*) verbindet. Da die Platten erster Ordnung hier über die zweiter Ordnung besonders weit übergreifen, ist die sich mit beiden verbindende Kropfwand zu starker Faltenbildung gezwungen, die jedoch auf die Ringfaltenpartie beschränkt bleibt.

Öffnet man den Kaumagen seitlich durch einen Längsschnitt durch die Deckelplatten *II. O.* (Fig. 15), so erhält man das in Fig. 16 dargestellte Bild.

Man sieht sofort, daß den 2 × 4 Platten des Deckels im Innern des Organs ein System von ebensoviel Zähnen entspricht.

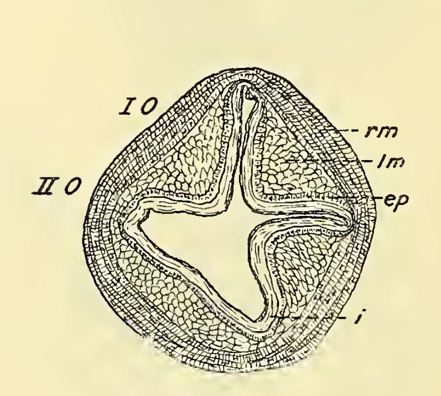


Fig. 18.
Oesophagusstiel, Querschnitt. Vergr. 62 : 1.

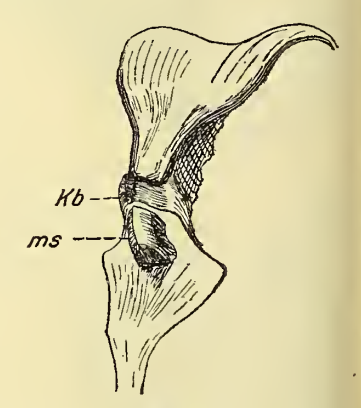


Fig. 19.
Kaumagenleiste erster Ordnung, isliert. Vergr. 24 : 1.

Um den Bau des Kaumagens vom morphologischen Gesichtspunk aus verständlich zu machen, werde ich den Aufbau seiner einzelne Teile an der Hand von Querschnitten verfolgen, und zwar am beste von hinten nach vorn; denn während man im Bau der Kropfwand ve geblich nach Merkmalen suchen würde, die den Bau des Kaumage andeuten könnten, ist dieser im folgenden Abschnitt, dem Oesophagu stiel, sozusagen primitiv angebahnt. Die schematische Darstellu

einer Serie von Querschnitten und je eines Längsschnittes (*IO* u. *IIO*), wie sie Fig. 17 bietet, dürfte das Verständnis des komplizierten Apparates wesentlich erleichtern, doch ist auch Fig. 16 während der folgenden Darstellung fortgesetzt im Auge zu behalten.

Ein Querschnitt durch den vorderen Teil des Oesophagusstieles (Fig. 14, 16 *oest*) zeigt etwa die Form eines Rechteckes mit abgerundeten Ecken (Fig. 18). Die Darmwand springt in vier tiefen Längswülsten ins Lumen vor. Zwischen diesen erheben sich oralwärts vier weitere, die in Fig. 18 sich eben andeuten. Jene sind, wie sich ergeben wird, die Vorläufer der Deckelplatten erster Ordnung, diese der zweiter Ordnung (Fig. 18 *IO, IIO*). Auf der Grenze des Oesophagusstieles zum Kaumagen erreichen die Längswülste erster und zweiter Ordnung, wie ich sie entsprechend bezeichne, etwa gleiche Mächtigkeit (Fig. 17 *K*).

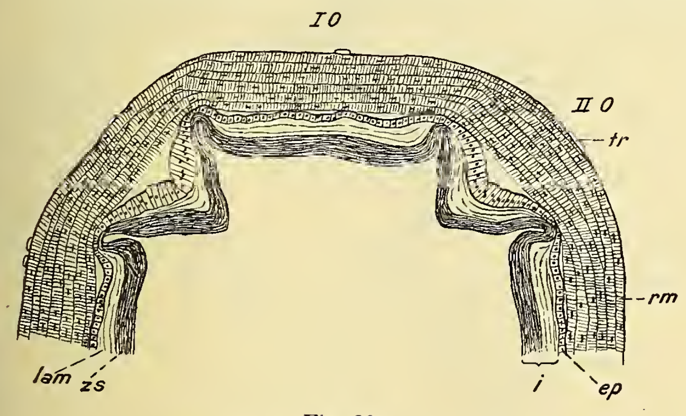


Fig. 20.
Kaumagen, erster Querschnitt (aboraler Pol = 17 : 1).

)ie Ausweitung des Oesophagusstieles zum Kaumagen (Fig. 16) ist iemlich unvermittelt. Die Wülste *I. O.* flachen ab und werden oralärts gleichmäßig breiter (Fig. 17 *i*, 19), während die *IIO* in ziemlich leichbleibender Breite und Höhe zwischen jenen hinziehen (Fig. 17 *i*, 20). en Boden des Kaumagens bilden somit vier Platten von Dreiecksform ig. 19), zwischen denen vier schmale Wülste (Fig. 17 *i*, 20 *IIO*) erlaufen.

Die Intima dieser Platten und Wülste ist ziemlich stark (Fig. 20 *i*) ıd zeigt zwischen einer feinen gelben (Naturfarbe) Innenlamelle und ner farblosen lamellösen Außenschicht (*lam*, Fig. 20), eine für die ıtima des Kaumagens charakteristische Zwischenschicht in besonders ıter Entwicklung (Fig. 20 *zs*) (s. u. »Struktur der Darmwand«). Auf

den Platten erster Ordnung, etwa auf halber Höhe des Kaumagenbechers, erhebt sich senkrecht je ein starker Zahn (Fig. 21 *ms*) von der Gestalt eines Meißels (Fig. 22), dessen Schneide sich gegen die Darmachse richtet. Oralwärts ist er durch eine tiefe Querfalte (Fig. 21 *qf*) begrenzt, oberhalb derer sich ein stumpfer Kolben befindet (Fig. 19 *Kb*),

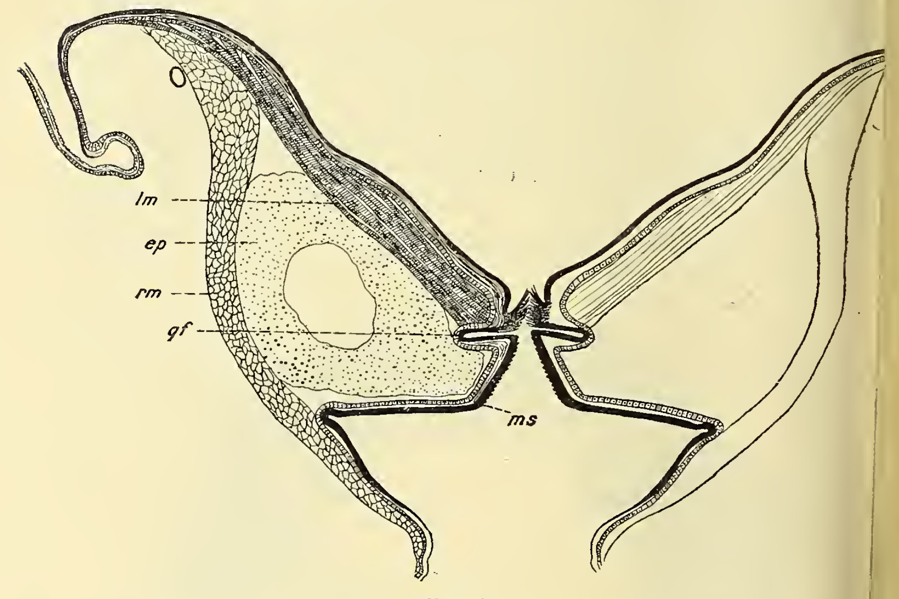


Fig. 21.
Kaumagen, Längsschnitt durch zwei Leisten erster Ordnung. Vergr. 52 : 1.

der sich weiter nach vorn zu den Deckelplatten erster Ordnung verbreitert (Fig. 24, 25, 26, 17 *f—a IO*, 16, 19, 21).

Zwischen die Meißel (Fig. 23 *ms*) schieben sich vier scharfe Messer (Fig. 16, 27), die Wülste zweiter Ordnung, die gleichzeitig mit jenen jäh ins Lumen vorspringen. Zugleich wächst ihr basaler Teil schnell in die Breite (Fig. 23, 17 *h–g IIO*) und verdrängt nicht nur die Platten erster Ordnung bis zu ihrem völligen Schwund (vgl. Fig. 19), sondern nötigt sogar die Meißelfüße zu starker Verjüngung und Bildung seitlicher Buchten (Fig. 23, 17 *g*, *f*). In diese hinein erheben sich nun auf beiden Seiten jedes Messers tertiäre Leisten (*tf*), die, aufeinander zuwachsend, allmählich über den Messern zusammenneigen und miteinander verschmelzen (Fig. 23, 24 *tf*, 17 *g—dIIO*). Die primären Wülste zweiter Ordnung, die Messer, verflachen oralwärts plötzlich (Fig. 16, 27) und verlaufen in dem von den Tertiärleisten gebildeten Gewölbe, welches sich bald blind schließt (Fig. 16, 23—25, 27, 17 *g—c*).

Die verschmolzenen Tertiärleisten gehen oralwärts direkt in die)eckelplatten zweiter Ordnung über (Fig. 16, 27), die als breite Polster n dem von den Seitenrändern der Platten erster Ordnung überdachten Raume liegen (Fig. 25, 26, 17 *c—a*), während diese von einer schmalen ˌeiste getragen werden.

Die Entstehung dieses komplizierten Systems alternierender Leisten

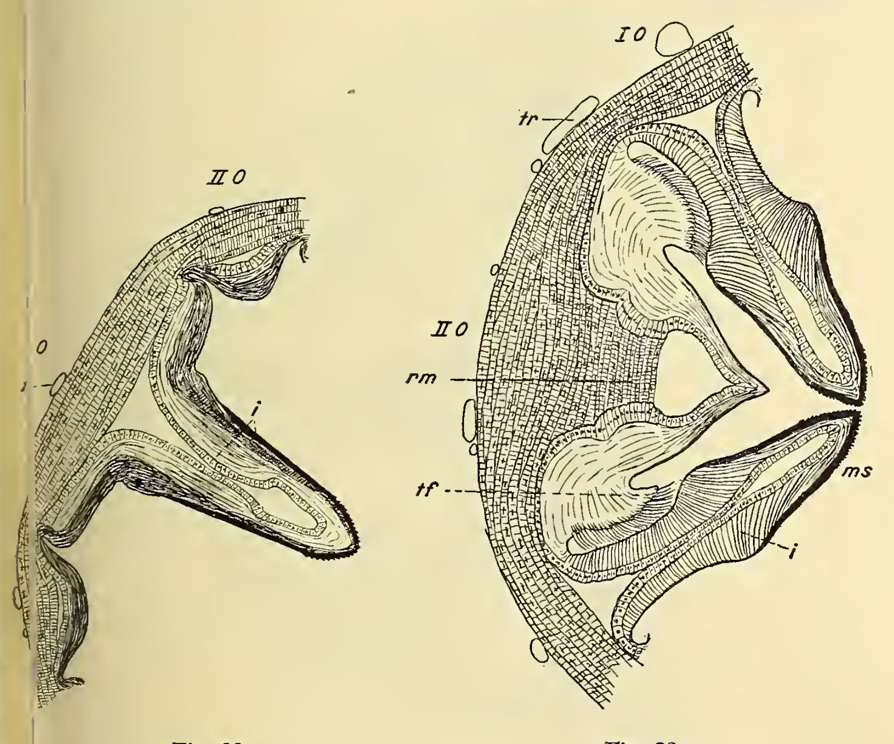


Fig. 22.
aumagen, zweiter Querschnitt (Fig. 17 *h*).
Vergr. 62 : 1.

Fig. 23.
Kaumagen, dritter Querschnitt (Fig. 17 *g*)
Vergr. 62 : 1.

ährend der Metamorphose hat Deegener bei *Cybister Rocseli* unter-ıcht, dessen Kaumagenwände mit den hier dargestellten im wesent-:hen übereinstimmen.

Die Deckelplatten erster Ordnung tragen auf ihrer dem Darm-men zugewandten Seite eine kräftige, fein längsgeriefte, gelbe Chitin-ıut (Fig. 21, 25, 26). Diese gewinnt auf den Kolben, in die die Platten ch proximal verjüngen (Fig. 24), besondere Mächtigkeit. Die Kolben nd direkt über der Querfalte (Fig. 21 *qf*), die sie gegen die Meißel ɔgrenzt, mit langen Borsten besetzt; solche bekleiden auch die Seiten-

ränder der Platten erster Ordnung (Fig. 26), während deren Unterseite und die sie tragenden Leisten einen schwächeren, aber ebenfalls dichten Borstenbesatz tragen (Fig. 24—26 *IO*).

Die jenseits der Querfalte auf die Kolben folgenden Meißel sind mit diesen durch ein »chitinöses Gelenk« verbunden (Fig. 21 *qf*), welches fast ausschließlich von der sehr kräftigen gelben Innenlamelle der Intima gebildet wird.

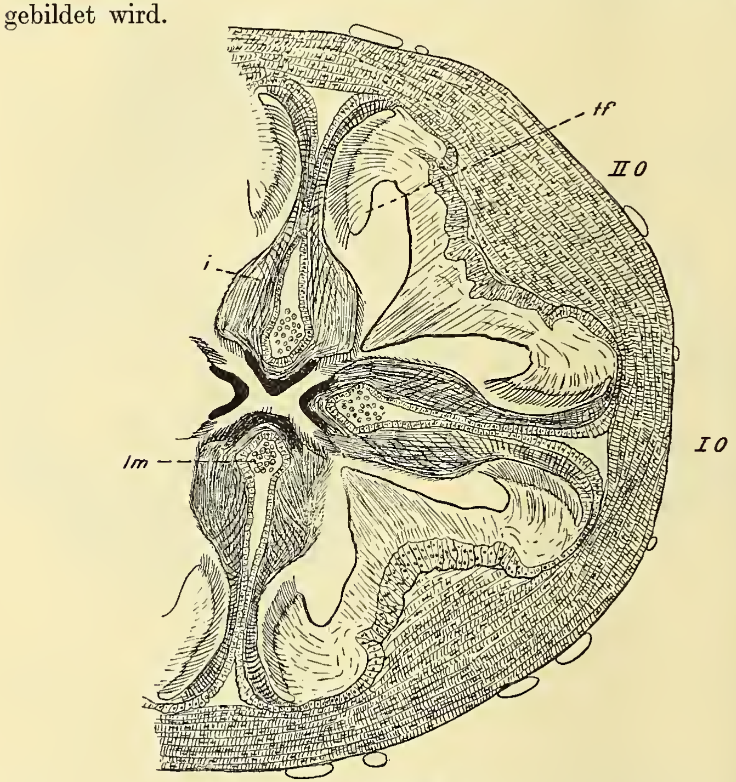


Fig. 24.
Kaumagen, vierter Querschnitt (Fig. 17 *f*). Vergr. 62 : 1.

Diese bekleidet auch kappenartig die Meißelköpfe (Fig. 22, 2 und erreicht hier ihre mächtigste Entwicklung (s. S. 234). Beiderse der ziemlich stumpfen Schneide sind die Meißelkappen dicht mit kr- tigen, scharfen Zähnchen besetzt (Fig. 21, 22, 23), so daß die Meiß hinsichtlich ihrer mutmaßlichen Wirkung am besten mit scharf Feilen verglichen werden.

Die Deckelplatten zweiter Ordnung sowie das gesamte Dach s Gewölbes, welches sie weiter hinten über den Messern bilden (Fig. , 25, 24), sind dicht mit langen Chitinborsten besetzt.

Dagegen sind die Messer selbst völlig frei von solchen. Ihre Schneide besteht ebenfalls aus gelbem Chitin, ist relativ scharf und fast glatt (Fig. 27, 24, 23, 16). —

In der vorhergehenden Darstellung des Kaumagens mußte ich mich leider auf die gröbsten Verhältnisse beschränken. Die eigentliche Feinheit dieses Organs liegt in der Eleganz der seine Wände bestimmenden Linien, vor allem in der feinen Plastik, die auf den Platten des Deckels zum Ausdruck kommt (Fig. 15, 16).

Im Gegensatz zu der feinen Architektur seiner Wände steht die

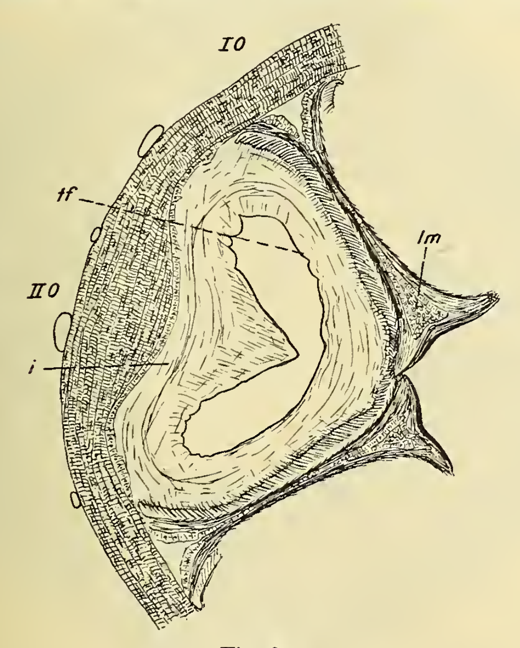


Fig. 25.
Kaumagen, fünfter Querschnitt (Fig. 17 *d*). Vergr. 62:1.

infachheit der Muskulatur des Kaumagens. Eine sehr kräftige Ringuskulatur umschließt in gleichmäßigen, parallel zum Kaumagenrand erlaufenden Lagen das ganze Organ, über die Falten der Wand in er Regel glatt hinwegziehend (Fig. 22—26). Nur in die Wülste zweiter rdnung greifen an der Stelle der mächtigsten Entwicklung der von nen gebildeten Messer einzelne Ringmuskeln schräg hinein und inrieren an der gegenüberliegenden Seitenwand der Falte. Für eine urze Strecke sind auch die gegenüberliegenden Innenseiten dieser alten durch Muskeln miteinander verbunden, die den Ringmuskeln arallel laufen, und, wie auch Deegener annimmt, wohl als selbständig

gewordene Teile des äußeren Ringmuskelmantels anzusprechen sind (Fig. 23 *rm*).

Bei dessen Kontraktion werden die an die Faltenwände greifender Muskeln diese einander nähern, und somit in Einklang mit den übe die Falten hinwegziehenden Ringmuskeln wirken. Die Falten zweite Ordnung werden dabei schlanker und höher, d. h. die Messer werder zwischen die Meißel vorgeschoben.

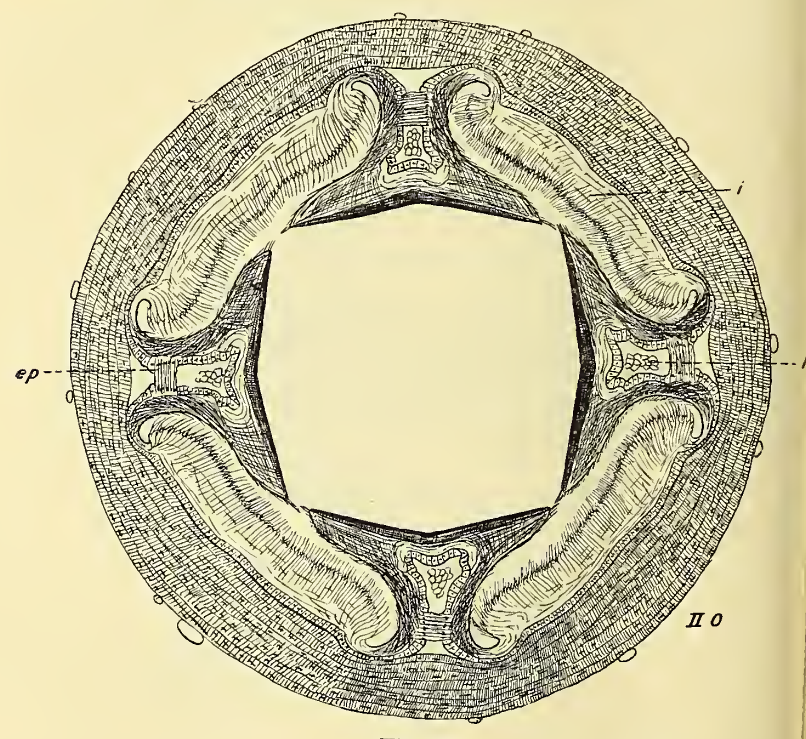


Fig. 26.

Kaumagen, sechster Querschnitt (Fig. 17 *b*). Vergr. 62 : 1.

Erwähnen möchte ich noch, daß die Innenwände der die Plat n erster Ordnung tragenden Leisten ebenfalls miteinander verbun n sind (Fig. 26 *ep*), hier aber durch die miteinander verschmolzenen e Wände bekleidenden Epithelien, wie weiter unten näher zu erört n sein wird (S. 239).

An Längsmuskeln ist ein einziges System vorhanden: Je ein Str g zieht mitten unter den Platten erster Ordnung vom Kaumagenrand is zu der Querfalte, die die Platten von den Meißeln scheidet (Fig. 21). Derselbe ist schwächer als er auf einem medianen Längsschnitt d h

die Leisten erster Ordnung erscheint (Fig. 21), da er durch die Leistenwände, zwischen denen er verläuft (Fig. 25, 26 *lm*), seitlich eingeengt wird und daher relativ flach ist. Seine Wirkungsmöglichkeiten sind wohl aus Fig. 21 zu ersehen.

Auf die geringe Entwicklung der Längsmuskulatur des »Proventrikels« macht schon Möbusz (1897) aufmerksam. An seinem Objekt, der *Anthrenus*-Larve, vermißte er sie ganz. Die Angaben älterer Autoren zeigen nach ihm, »nicht die wünschenswerte Einigkeit«. Allgemein

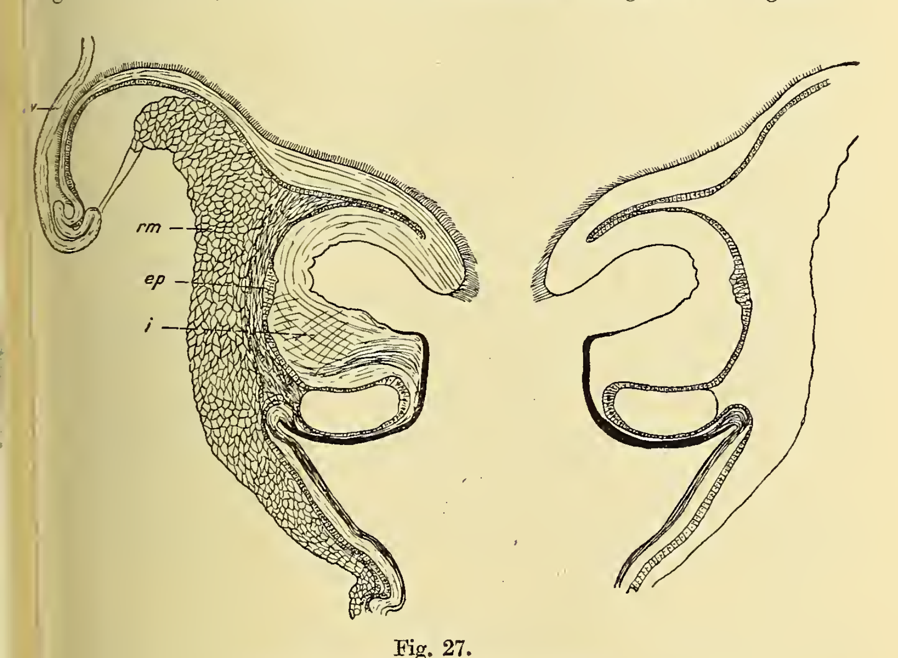


Fig. 27.

Kaumagen, Längsschnitt durch zwei Leisten zweiter Ordnung. Vergr. 52 : 1.

wurden die Längsmuskeln dieses Darmteils, soweit überhaupt erwähnt, als »sehr dünn« bezeichnet. Schneider (1890), van Gehuchten (1890) und Rengel (1896) geben an, daß die Längsmuskeln des Proventrikels auf den Mitteldarm übergreifen. Der Begriff des »Proventrikels«, der ausdrücklich mit dem des »Kaumagens« identifiziert wird (a. a. O. S. 11), ist von Möbusz übrigens nicht scharf gefaßt, wie z. B. die Zitierung Rengels, die im selben Zusammenhang auch Krüger (1910) übernimmt, beweist. Denn die Larve von *Tenebrio molitor*, über die Rengel die betreffenden Angaben macht (s. diese Zeitschr. Bd. LXII, S. 16), besitzt keinen Kaumagen. Nun stellte Krüger (1910) bei *Claviger* fest: Die Längsmuskeln des Proventrikels endigen auf diesem selbst noch

ein Stück vor seiner Mündung ins Mesenteron, treten also nicht auf dieses über.« Abgesehen nun davon, daß die Längsmuskulatur des Proventrikels von *Claviger* »die innen liegt, ebenso stark ausgebildet ist, wie die außenliegende Ringmuskulatur«, stimmt der Verlauf der Längsmuskeln bei *Dytiscus* mit dieser Angabe überein. Die Längsmuskeln des Kaumagens gehören hier diesem allein an. Sie entspringen in der Partie der Ringfalte (Fig. 21) an den Platten erster Ordnung und finden bald, wie oben dargestellt, (Fig. 21 *qf*) ihr Ende. Die Längsmuskeln des Oesophagus bzw. Kropfes enden noch auf der Wand des letzteren, ohne die Einstülpung zu der den Kaumagen umgebenden Ringfalte mitzumachen. Auf das Verhalten der Muskeln an der Verbindungsstelle von Vorder- und Mitteldarm werde ich weiter unten einzugehen haben.

Im übrigen habe ich trotz genauer Untersuchungen des Objekts keine Muskulatur gefunden. Die bei *Cybister Roeseli* in die Tertiärfalten hineingreifenden Muskeln, die Deegener als »Dilatatoren des Darmlumens« bezeichnet, sind bei *Dytiscus* nicht vorhanden.

Ich sehe mich daher genötigt, den eigentlichen Antagonisten der Ringmuskulatur in der Elastizität der Intima zu suchen. Hiermit steht die feine Ausgestaltung der chitinösen Darmwand, vor allem der Platten, in vollem Einklang; sie wird dadurch erst verständlich.

Von größter Bedeutung für die Mechanik des ganzen Kauapparates und die Bewegungen seiner einzelnen Teile ist die elastische Wirkung der aus diesem Grunde aufs feinste ausgestalteten chitinösen Wände dieses Organs.

Das Verständnis der Bewegungsweise des Kauapparats wird durc[h] diese Übertragung von Arbeitsleistungen, die sonst Muskeln zufalle[n], auf Wirkungen der Elastizität, wesentlich erschwert. Der Muskel lä[ßt] gewöhnlich aus der Richtung seines Verlaufs, bzw. der Art seiner Inse[r]tion, bereits auf seine Funktion schließen. Hier aber müßte man d[ie] den Chitinplatten innewohnende Elastizität genau kennen, um e[in] einigermaßen sicheres Urteil über ihre Wirkungsweise zu gewinne[n].

Die Wirkung einer Kontraktion der Ringmuskulatur nähert auge[n]scheinlich die Spitzen der Kolben, Meißel und Messer einander u[nd] wird dadurch ein Zerquetschen, Zerfeilen und Zerschneiden der Nahru[ng] herbeiführen. Die feilenartige Ausbildung der Meißel läßt mich v[er]muten, daß diese auch reibende Bewegungen gegeneinander führen, u[nd] eine schneidende Wirkung der Messer ist ohne eine Bewegung derselb[en] in der Richtung der Darmachse nicht denkbar. Hierfür mag die relat[ive] Selbständigkeit von Bedeutung sein, die diese durch die Art ihr[er]

Anlage (vgl. Fig. 16) besitzen und die jenen durch die sie von den Platten bzw. Kolben trennende Querfalte gesichert wird (Fig. 21 *qf*).

Die Aufgabe der Deckelplatten ist augenscheinlich, die Nahrung genau vor die Schneiden der kauenden Teile zu führen (Fig. 17 *a—g*), eine Aufgabe, der dieses System von 2 × 4 Platten auf das vollkommenste angepaßt ist. Denn den Platten erster Ordnung bleibt über den borstigen Polstern (*IIO*), mit denen ihre Füße gelenkig verbunden sind (Fig. 26), volle Freiheit für die Bewegungen, die sie unter der Wirkung der Ringmuskeln vollführen werden. Ihre Ränder mögen dabei einander näher oder ferner stehen; nie werden zwischen ihnen Nahrungsbissen durchpassieren können, da die langen kräftigen Borsten der Platten zweiter Ordnung die hier vorhandenen Räume besetzt halten. Die Borsten der Kolben dienen vermutlich dazu, ein zu rasches Durchschlüpfen von Nahrungsstücken zu verhindern (Fig. 21). Die Kolben (Fig. 24), die die Nahrungsbrocken zugleich in die richtige Form drücken mögen, halten diese dann vielleicht so lange fest, bis sie von den Messern und Meißeln zerschnitten und zerfeilt sind. —

Die nach Kenntnis seines Baues wohl unumgängliche Annahme, daß der Proventriculus von *Dytiscus* der Zerkleinerung der Nahrung dient, also den Namen »Kaumagen« zu Recht trägt, kann man sich leicht auf anderem Wege bestätigen: Untersucht man den Kropf eines vor kurzem mit Fleisch gefütterten *Dytiscus*, so findet man ihn mit großen, groben Fleischstücken angefüllt. Etwa 24 Stunden später ist er bereits leer, und im Mitteldarm findet sich ein sehr feiner Brei: Der Kaumagen hat die Nahrung fein zerrieben und in den Mitteldarm filtriert.

f. Der Oesophagusstiel.

Bei der Darstellung des Kaumagens ging ich vom Oesophagusstiel aus, und nach der gegebenen Darstellung baut sich aus dessen vier Längswülsten die Kaumagenwand mit auf. Ein Längsschnitt durch die in Fig. 18 dargestellte Partie, in der zwischen den vier Hauptwülsten sich eben die vier Nebenwülste zu erheben beginnen, lehrt, daß die vier Längs- zugleich Querwülste sind (Fig. 28), d. h. daß hier vier Buckel in das Darmlumen vorragen und dieses fast versperren. Eine Kontraktion des diesen Organteil umgebenden sehr starken Muskelmantels wird tatsächlich einen Verschluß dieser Partie herbeizuführen imstande sein.

In den Querwülsten verlaufen zahlreiche Längsmuskeln, die deren vordere Innenwand mit der gegenüberliegenden verbinden (Fig. 28), kreuz und quer durcheinander hinziehend. Unter der Wirkung der Kontraktion der gesamten Muskulatur wird hier auf ähnliche Weise

ein Verschluß zustande kommen, wie im Hinterpharynx, der um so wirksamer sein wird, als die Intima des Oesophagusstiels durch Annahme einer feinen Kerbung rauh geworden ist.

In seiner aboralen zum Mitteldarm überleitenden Partie nimmt der Oesophagusstiel eine sechsstrahlige Form an, indem zu den vier vorhandenen zwei weitere Falten hinzutreten. Interessant ist dieses Verhalten deshalb, weil der Dünndarm ebenfalls sechs Längsfalten aufweist und ebenso der Kaumagen vieler andrer Insekten, z. B. der Orthopteren (s. o.).

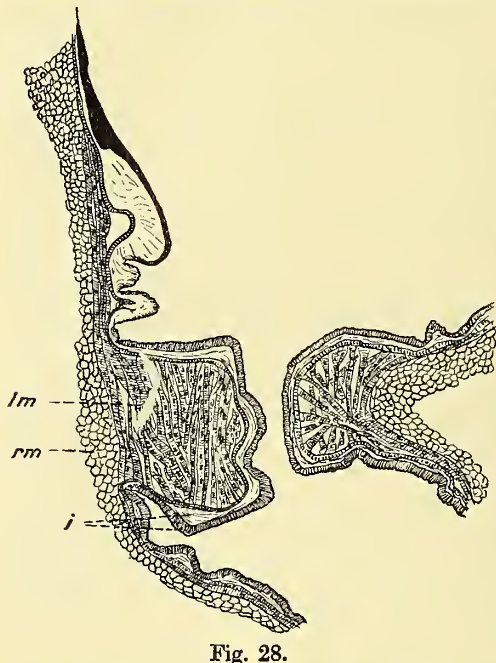


Fig. 28.
Oesophagusstiel, Längsschnitt. Vergr. 64 : 1.

Die Verbindung des Vorderdarms mit dem Mitteldarm findet in einer Ringfalte statt, der Valvula cardiaca (Fig. 29). Diese Ringfalte ist allgemein verbreitet und bisweilen sehr tief. Ihr Funktion ist der Verschlu des Mitteldarms gegen de Vorderdarm, hauptsächlic wohl, um ein Zurücktrete des Speisebreies in diese zu verhindern. Sie wirk nach Art eines Klappe ventils. Bisweilen, z. bei Dipteren, entwicke sie sich zu einer langen, in den Mitteldarm hineinragenden Röh (riuscendone così una specie di appendice, che a guisa di battag pende nella cupola fatta dal mesointestino, Berlese, Gli Insetti, p. 72 und dient dann als Filtrierapparat (Weissmann 1864, Kowalews 1887).

Bei *Dytiscus* ist die in den Mitteldarm hineinragende Ringfa (Fig. 29) ziemlich schwach und dürfte von untergeordneter Bedeutu sein. Die Regulierung der Beförderung des Darminhalts von de Vorderdarm in den Mitteldarm hat hier der Oesophagusstiel übnommen, der, soviel mir bekannt ist, in ähnlicher Ausbildung außhalb der Familie der Dytisciden bisher nicht beobachtet wurde. M könnte ihn vielleicht als nicht in den Mitteldarm eingestülpten »app-

dice vermiforme« ansprechen, wie BORDAS (1894—95) die Valvula bei Apiden und Vespiden nennt.

Das Epithel der gesamten Valvula gehört dem Vorderdarm an, auch die Außenseite der Ringfalte. Darauf weist vor allem die Struktur der Basalmembran (Fig. 29 *bm*), die erst da, wo die Darmwand sich wieder analwärts wendet, die für den Mitteldarm charakteristische Struktur annimmt (s. u.) (Fig. 29 *gr*), doch ist auch die Intima sehr nahe an diese Stelle heran zu verfolgen. Im übrigen fällt die Grenze zwischen beiden

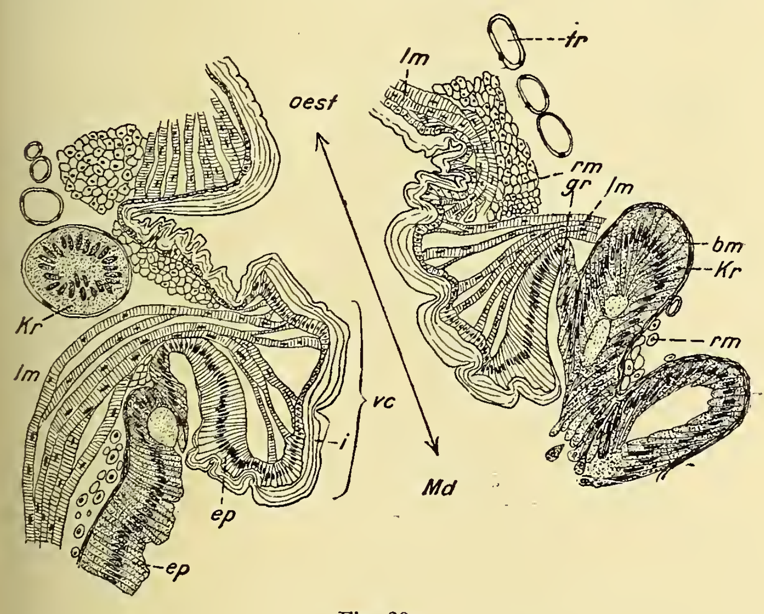


Fig. 29.
Valvula cardiaca, Längsschnitt. Vergr. 92 : 1.

Darmteilen nicht sehr in die Augen, da die Epithelzellen der ihr zunächstliegenden Partie der Valvula, d. h. der Außenseite der Ringfalte, groß und gestreckt werden und große, dunkle (Hämatoxylin) Kerne tragen, die sie den Mitteldarmzellen ähnlich erscheinen lassen. Doch tritt auf mit VAN GIESONschem Gemisch gefärbten Präparaten ihre andre Färbbarkeit deutlich zutage, da die zum Vorderdarm gehörenden Zellen Pikrinsäure aufnehmen, das Mitteldarmepithel Hämatoxylin (Fig. 29 *ep*).

Auf die erwähnte eigentümliche Höhe des Valvulaepithels macht auch BERLESE aufmerksam (epitelio più rilevato che altrove nell' esofago), der die ganze Valvula allgemein als zum Vorderdarm gehörend auffaßt (vgl. Gli Insetti, Fig. 904, p. 728).

Die Muskulatur der Ringfalte dagegen gehört bei *Dytiscus* fast ausschließlich dem Mitteldarm an. Ringmuskeln sind innerhalb der Ringfalte (Fig. 29) nicht vorhanden. Als Konstrictoren dieser Partie wirken jedenfalls bereits die Ringmuskeln des Mitteldarms. (Fig. 29 *Md, rm'*). Dagegen greifen zahlreiche Längsmuskeln mit ihren Enden in die Valvula hinein, die ich mit Berlese als Dilatatoren der Valvula ansprechen möchte. Nun erschwert die gewundene Gestalt des Oesophagusstieles das Studium des Verlaufs dieser Längsmuskeln außerordentlich, da sie es fast unmöglich macht, für alle Stellen derselben gut orientierte Schnitte herzustellen. In dem vorderen Teil der Valvula (Fig. 29, rechts) scheinen noch einige Ausläufer der Längsmuskulatur des Oesophagusstieles zu inserieren. Sie verlaufen unterhalb der Ringmuskeln dieses Darmteils (Fig. 29 *oest, lm*). Die starken Längsmuskeln dagegen, die vom Mitteldarm her in die Ringfalte hineingreifen (Fig. 29 *Md, lm'*), ziehen über die Ringmuskeln des Mitteldarms frei hinweg. Ähnlich beschreibt Krüger den Verlauf dieser Längsmuskeln bei *Claviger*: »Etwas unterhalb der Mitte der Proventrikel fassen an diesem die Längsmuskeln des Mitteldarms an und greifen über die Ringmuskeln hinweg, so daß im weiteren Verlauf des Darmes die Längsmuskeln außen liegen.« — —

2. Der Vorderdarm der Larve.

a. Die Mundhöhle.

Der Besitz einer Mundöffnung wurde der *Dytiscus*-Larve früher gänzlich abgesprochen. Erst Meinert stellte in seiner 1879 erschienenen Arbeit "Om Mundens Bygning hos Larverne of Myrmeleontiderne, Hemerobierne og Dytiscerne" endgültig fest, daß sie wohl vorhanden, jedoch mechanisch verschlossen sei, indem die Mundränder »zusammengeklemmt« seien. Bald darauf brachte eine Arbeit von Burgess (1882), die Meinerts Auffassung bestätigte, eine gründliche und einwandfreie Darstellung des Mundes und des Pharynx der *Dytiscus*-Larve.

Die indessen aufgeworfene Frage, ob die Larve unter Umständen ihren Mund öffnen könne, ließ Burgess offen. Sie soll in folgendem mit berücksichtigt werden.

Die *Dytiscus*-Larve trägt kräftige, säbelförmige, spitze Mandibeln (Fig. 34 *md*), die sie in den Körper ihrer Opfer einschlägt, um mittels einer am Innenrande jeder Mandibel verlaufenden Röhre (Fig. 34 *md'*), deren flüssige Körperteile einzusaugen.

Hand in Hand mit diesem eignen Gebrauch der Mandibeln, den die *Dytiscus*-Larven gemeinsam mit einigen Neuropterenlarven (*M*-

meleon, Chrysopa) auszeichnet, geht eine tiefgreifende Umgestaltung des Mundes. Der Mund der Imago zeigt daher eine viel ursprünglichere Gestalt als der larvale, doch ist es nicht schwer, diesen auf jenen zurückzuführen bzw. von ihm abzuleiten. Einige schematische Figuren mögen diese Ableitung veranschaulichen. Fig. 30*a* stellt einen Sagittalschnitt durch den Käferkopf dar. Man denke sich nun die Oberlippe (*labr*) unter den Clypeus (*cl*) geschlagen und fest auf die Zunge (*gl*) gepreßt (Fig. 30*b*). Der Druck der Oberlippe mag die Entstehung einer Querfalte auf der Intima der Unterlippe veranlaßt haben, an der die Oberlippe Halt findet.

Die Verbindung des Oberlippenrandes mit der Unterlippe denke man sich dadurch inniger werden, daß besagte Querfalte sich in den nach innen umgebogenen Rand der Oberlippe hineinlegt. Ferner stelle man sich das Munddach, den Gaumen, abgeflacht, den vorderen Teil der Zunge etwas rückgebildet und den ganzen Kopf dorsoventral abgeplattet vor, so erhält man das einen Sagittalschnitt durch den Larvenkopf darstellende Bild in Fig. 30*c*.

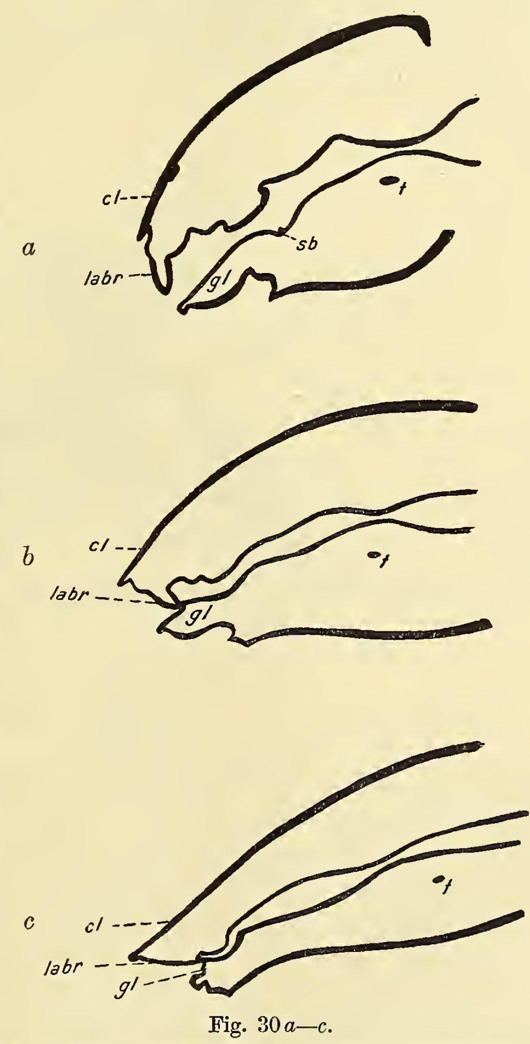


Fig. 30*a*—*c*.
Kopfskelet. *a*, des Käfers, *c*, der Larve, *b*, eines konstruierten Zwischengliedes. Sagittale Längsschnitte, schematisch.

Dem Verständnis des Larvenmundes vom morphologischen Ge-

sichtspunkt aus werden nun kaum noch Schwierigkeiten entgegenstehen.

Vorn ist er durch den Rand der Oberlippe, der über die ganze Breite des Kopfes hinweg fest mit der Unterlippe, speziell der Zunge, verklemmt ist, verschlossen (Fig. 31 *sl*). Dieser Verschluß ist mechanisch und unabhängig von jeder Muskeltätigkeit. Die Querleiste auf der Unterlippe und der Rand der Oberlippe sind so miteinander verklemmt

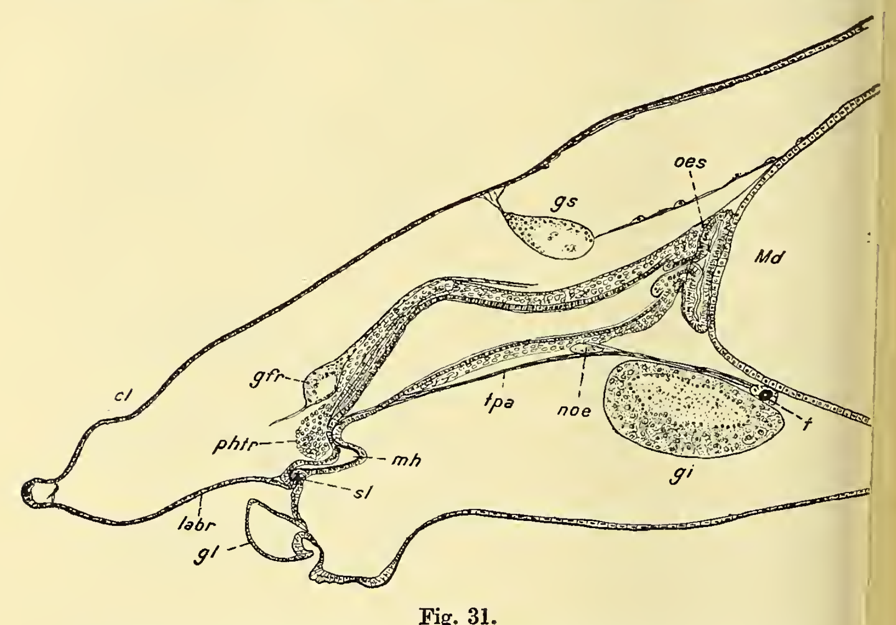


Fig. 31.
Kopf einer ganz jungen Larve, Sagittalschnitt durch die Mitte. Vergr. 62 : 1.

(Fig. 32 *sl*), daß es gleichzeitig mehrerer Bewegungen bedürfte, den Verschluß zu lösen.

Die Oberlippe müßte zugleich nach unten und nach vorn, bzw. die Unterlippe nach oben und nach hinten bewegt werden. Da nur die die Oberlippe nach vorn ziehenden Dilatatoren (Fig. 32 *dph*) diese zugleich nach oben bewegen, die Unterlippe aber überhaupt starr und unbeweglich ist, so ist der Schluß unumgänglich, daß die Larve nicht imstande sei, selbsttätig den Mund zu öffnen. Die in Fig. 31 und 32 abgebildeten Sagittalschnitte sind durch den Kopf einer vor kurzem dem Ei entschlüpften Larve geführt. Die Intima hat ihre volle Stärke noch nicht erreicht. Trotzdem kann man bereits mit Leichtigkeit feststellen, daß die Intima der verschränkten Leisten der Ober- und Unterlippe (Fig. 32 *sl*) viel stärker ist als die des Gaumens und eine stark

gelbe Innenhaut trägt, die dafür garantiert, daß wir es hier mit harten Chitinteilen zu tun haben (s. u. Struktur der Darmwand). Wären die beiden Schließleisten (Fig. 32 *sl*) weich und schmiegsam, so würde ein Zug schräg nach vorn, wie ihn die zum Clypeus ziehenden Dilatatoren (Fig. 32, 33 *dph*) während der Nahrungsaufnahme fortwährend an dem Munddach ausüben, genügen, sie auseinander gleiten zu lassen.

Ähnliches tritt bei jeder Häutung ein. Die Intima, wie das gesamte übrige Chitinskelet, löst sich von dem Epithel bzw. von der

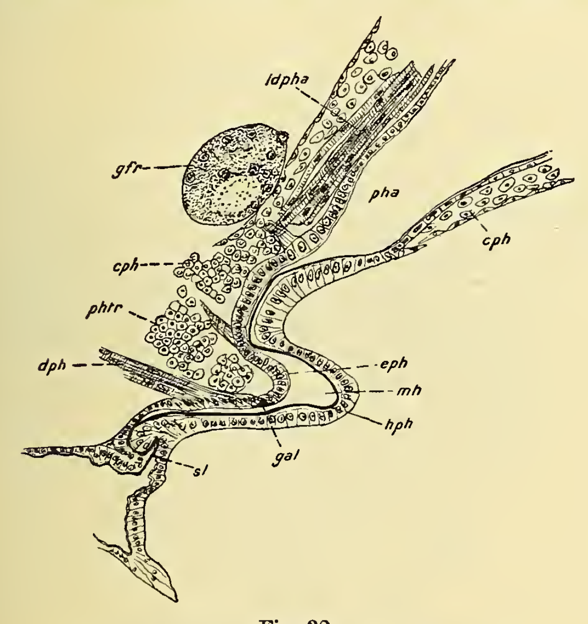


Fig. 32.
Wie Fig. 31, die Mundhöhle allein. Vergr. 240 : 1.

neuen, noch ganz weichen Chitinschicht, die jenes auszuscheiden begonnen hat. Die junge Intima ist noch weich und leicht zu deformieren. Sie setzt dem Zug der Dilatatoren keinen Widerstand entgegen; die Verschlußleisten gleiten auseinander; der Mund öffnet sich und ermöglicht die Entfernung der alten Intima nach vorn, während die Larve ihren Kopf nach hinten aus der alten Haut herauszieht.

Untersucht man eine Larve, die soeben die Häutung überstanden und deren Kopf seine definitive Gestalt noch nicht wiedergewonnen hat, so findet man den Mund offen (Fig. 33). Der Verschluß ist jedoch nach wenigen Minuten wiederhergestellt, wahrscheinlich infolge der Tendenz der jungen Cuticula bzw. Intima, in ihre alte Lage zurückzukehren.

Öffnet man den Kopf einer Larve von der Rückenseite (Fig. 34)

— die gesamte folgende Darstellung bezieht sich in der Regel nur auf die erwachsene Larve — so erscheint die Mundhöhle als ein über die ganze Breite des Kopfes, d. h. von einer Mandibelbasis zur andern ziehendes Rohr (Fig. 34 *eph*), das beiderseits leicht nach vorn umbiegt. Die Öffnungen dieses Rohres liegen auf beiden Seiten des Kopfes, dicht hinter dessen Vorderrand, und treten dort mit den proximalen Öffnungen einer Röhre in Verbindung, welche durch die zusammengebogenen Innenränder der Mandibel gebildet wird (Fig. 34, 35 *mdr*).

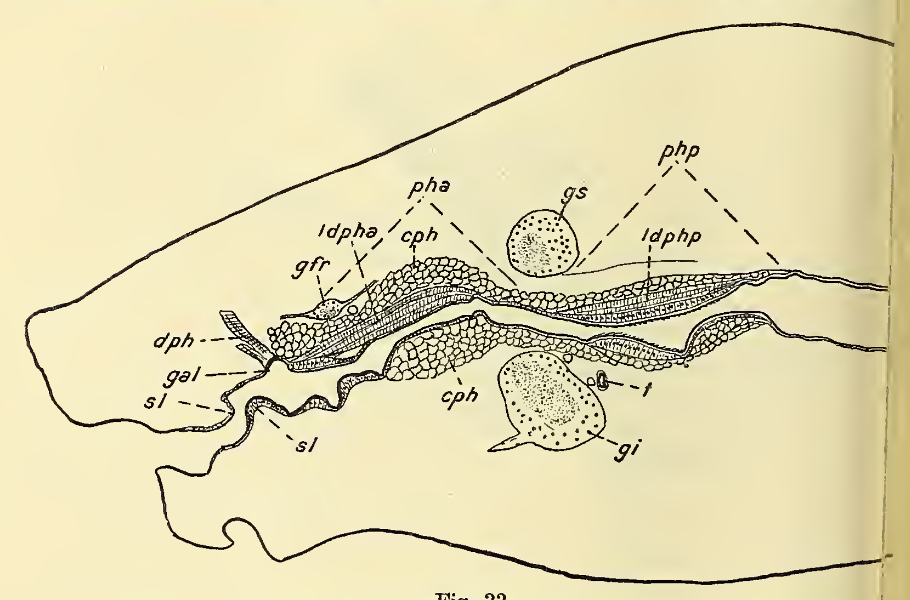


Fig. 33.
Kopf einer Larve, die unmittelbar nach der zweiten Häutung fixiert wurde. Sagittalschnitt Vergr. 30 : 1.

Diese äußerste Partie des Mundrohres wird durch kompliziert gewundene und miteinander verschränkte Vorsprünge der Ober und Unterlippe gebildet. Es scheint, daß die Herstellung einer möglichs exakten Verbindung der Mandibularröhre (Fig. 34 *mdr*) mit dem Mund rohr, wenn ich mich so ausdrücken darf, der Natur die meiste Müh gemacht hat.

Wie schon Burgess beobachtete, wird diese Verbindung unter brochen, wenn die Mandibeln geöffnet werden: Er schreibt: "if w open and close the mandibles we see that, while the basal opening c the mandibular canal is exposed, when the mandibles are extended, it brought into the corner of the mouth when the mandibles are closed.

Das Gelenk, in dem die Mandibel sich bewegt, liegt nämlich seitlic

außen von der Öffnung der Mandibelrinne. Bei einer Bewegung der Mandibelspitze nach außen wird daher diese Öffnung nach vorn verschoben (Fig. 34 *ro*) und die Verbindung des Mundrohres mit der Mandibelrinne unterbrochen. Die Mandibelbasis legt sich hierbei vor die Öffnung des Mundrohrs und verschließt dieses. Öffnet also die Larve ihre Mandibeln, so verschließt sie die Öffnungen der Mundröhre. Neigt

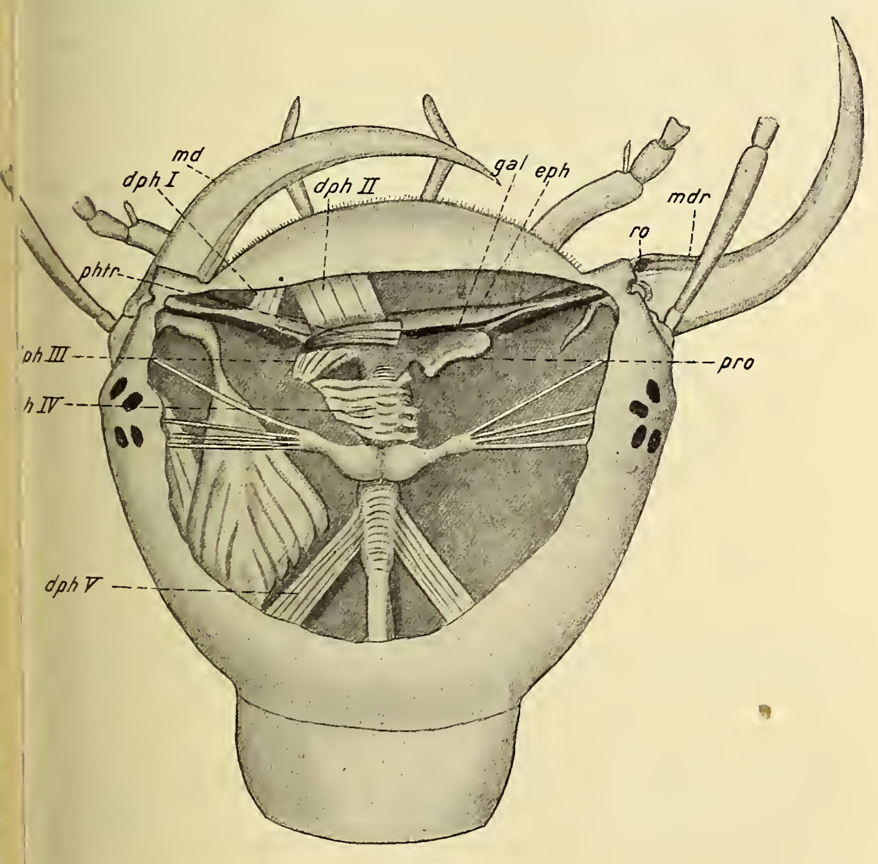


Fig. 34.

Kopf der Larve, (drittes Stadium). Die Schädeldecke ist entfernt, desgleichen die Muskeln der rechten Seite. Der Transversalmuskel (*phtr*) wurde hierbei mitten durchgeschnitten. Vergr. 12:1.

sie dieselben dagegen vor ihrem Kopfe zusammen, indem sie sie z. B. in ein Beutetier einschlägt, so stellt sie die Kommunikation der Mandibelröhre mit dem Mundrohre wieder her und kann durch dieses das Blut des Beutetieres einsaugen.

Wie aus der oben angedeuteten Entstehungsgeschichte des Larvenmundes hervorgeht (Fig. 30*a*—*c*) hat die Strecke zwischen dem Rand

der Oberlippe und dem Beginn des Pharynx bei der Larve eine bedeutende Verkürzung erfahren. Die Mundhöhle ist daher in der Längsrichtung sehr schmal. Burgess beschreibt sie wie folgt:

"The mouth cavity (vgl. Fig. 34) is of small diameter and somewhat crescentchaped (Fig. 31, 32 *mh*). The roof is formed of a flexible membrane (Fig. 32, 34 *eph*), while the floor is heavier and rigid (Fig. 32 *hph*). Along the middle of the roof runs a hard chitinous ridge (Fig. 32—34 *gal*), to which, on each side of the head, a powerful muscle is attached (Fig. 34 *dph I* u. *II*). The contraction of this muscle of course draws up the mouth roof, and thus forms part of the pumping mechanisme we should expect to find in a sucking insect.

The mouth floor on either side sends a process backwards and upwards into the cranial cavity (Fig. 34, 36 *pro*), serving for the atta-

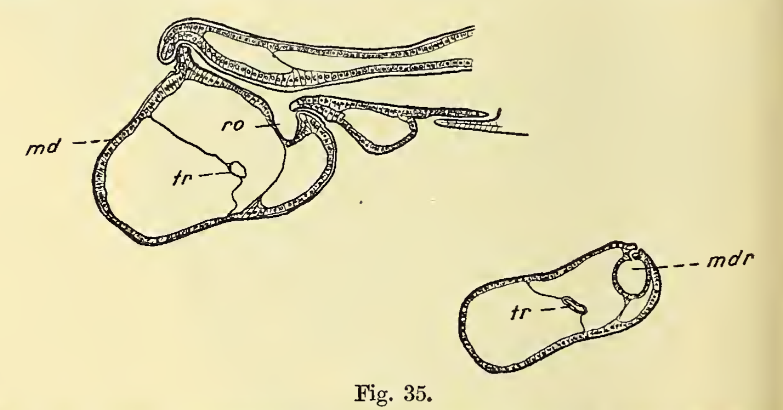


Fig. 35.

Mandibel (zweites Larvenstadium). Zwei Querschnitte *a*, Basis in ihrem Zusammenhang mit der Mundhöhle, *b*, Mitte. Vergr. 78 : 1.

chement of another powerful pair of muscles (Fig. 34 *dphIII*) lying jus behind the frontal muscles, concerning whose function I am yet in doubt.

Unter Zuhilfenahme der angegebenen Figuren wird man sich nac dieser Darstellung unschwer ein klares Bild von der Gestalt der larvale Mundhöhle machen können. —

Die oben angedeutete mutmaßliche Beziehung des Larvenmund zu dem des Käfers (Fig. 30) hat wohl bereits gezeigt, daß beide Ol jekte morphologisch sich näher stehen, als es auf den ersten Auge blick scheinen mag. Dieser Eindruck wird jedoch wesentlich verstärk wenn man auch die Muskelsysteme einem Vergleich unterzieht.

Wie aus Fig. 30 *a—c* zu ersehen ist, entspricht dem hinter Gaumenwulst des Käfers (Fig. 3, 5 *hgw*) ungefähr der in die Mundhöh sich vorwölbende Epipharynx (Fig. 32 *eph*) der Larve. Die Anordnung d

Hauptmuskelstränge ist dann hier dieselbe wie dort: Ein starker Quermuskel (Fig. 3, 5, 6, 31, 32, 34 *phtr*) zieht vorn von einem Mundwinkel zum andern, hier wie dort der einzige als solcher im ganzen Vorderdarm — alle folgenden umschließen als »Ringmuskeln« das ganze Darmrohr. Bei der Larve liegt seine Insertion auf beiden Seiten der Mundhöhle etwas in der Tiefe (Fig. 34 *phtr*). Seine Kontraktion drückt den Epipharynx in die Mundhöhle hinein (Fig. 31, 32 *phtr*) und gegen den mit festem gelben Chitin bekleideten Hypopharynx (Fig. 32 *hph*) und verschließt so den Eingang zum Schlund (Fig. 32, 36).

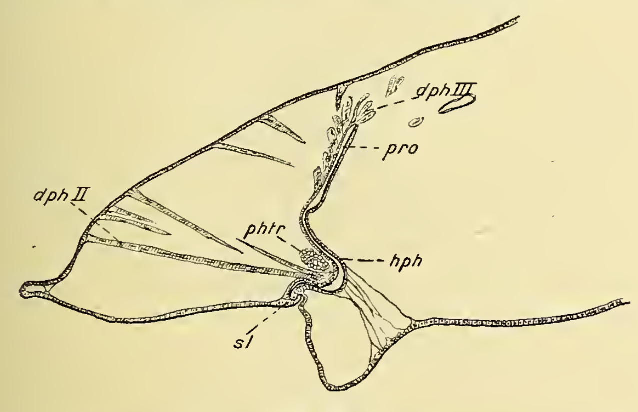


Fig. 36.

Wie Fig. 31. Längsschnitt etwas seitlich, durch einen Mundhöhlenfortsatz (Fig. 34 *pro*). Vergr. 62 : 1.

Auch darin zeigt sich die Übereinstimmung, daß die ventrale Wand (Schlundbügel der Imago, Fig. 3, 5 *sb*) die unbewegliche, feste Basis bildet, gegen die das Munddach (Fig. 3, 5 *hgw*, 32 *eph*) aktiv seine Bewegungen ausführt.

Der dorsale Längsstrang (Fig. 5 *ldpha*) ist ebenfalls vertreten (Fig. 33 *ldpha*). Er greift in die vom Epipharynx gebildete Querfalte hinein und findet, genau wie bei der Imago, vor dem Schlundnervenring sein Ende.

Will man auch die larvalen Dilatatoren mit denen der imaginalen Mundhöhle identifizieren, so stößt man zuerst auf eine Schwierigkeit. An das larvale Mundhöhlendach (Fig. 32, 34 *eph*) greifen zwar zahlreiche dilatatorische Muskeln (Fig. 34, 32, 33, 36 *dphI* u. *II*), die denen des imaginalen hinteren Gaumenwulstes (Fig. 3, 6, 7 *dphII* u. *III*) entsprechen würden, doch müssen die bei der Imago als *dphI* bezeichneten (Fig. 3, 4) fehlen, da die Partie der »vorderen Gaumenwülste« samt den Geschmackskolben bei der Verkürzung des Munddaches (Fig. 30)

verloren gegangen ist. Vielleicht ist diese Muskelgruppe nach außen neben die zweite (*dphII*) gerückt (Fig. 34 *dphI*, *dphII*), was um so wahrscheinlicher ist, als sie auch bei der Imago ziemlich weit von der Mittellinie des Gaumens entfernt inseriert (Fig. 3 *dphI*). Diese Muskeln verbinden den Epipharynx mit dem Clypeus (Fig. 34, 36 *dphI* u. *II*) und haben die Gaumenwand vom Hypopharynx zu entfernen. Indem sie so die Mundhöhle weiten, üben sie eine Saugkraft aus, die sich den seitlichen Mundröhren und den mit diesen in Verbindung stehenden Mandibelröhren mitteilt, da die Mundhöhle im übrigen fest verschlossen ist. Der Quermuskel wirkt als ihr Antagonist.

b. Der Pharynx.

Der Pharynx zieht zwischen den beiden Fortsätzen der Mund-höhle (Fig. 34 *pro*) hindurch in gerader Richtung nach hinten. Wie bei der Imago werden an ihm durch den Ganglienring zwei Abschnitte bezeichnet, die hier deutlicher gegen einander abgegrenzt sind. Im übrigen ist die Übereinstimmung des larvalen mit dem imaginalen Organ recht erheblich und wieder aus der Anordnung der Muskeln am deutlichsten zu ersehen.

Die Muscularis setzt sich hier aus denselben drei Systemen zu-sammen wie dort: Eine kräftige Ringmuskulatur, je ein medialer dorsaler Längsmuskel im Vorder- und Hinterpharynx, dem in letzteren ein ventraler gegenübersteht, und die Dilatatoren, die in ihrer Anord-nung mit denen des imaginalen Pharynx in allen wesentlichen Punkte übereinstimmen, sie dagegen an Stärke weit übertreffen: Dorsale im Vorder-, dorsale und ventrale im Hinterpharynx.

Im Vorderpharynx ist der den dorsalen Längsmuskel bergend Längswulst tief und spitz (Fig. 37 *ldpha*). Da die ventrale Darm-wand sich ihm dicht anschmiegt, zeigt ein Querschnitt durch die Partie die Gestalt eines V. Auch hier ist der ventrale der stabile Te (vgl. Schlundbügel bei der Imago, Fig. 3) und zeichnet sich durch sein breite Intima aus. Die dorsale Wand dagegen ist auffallend dün (Fig. 37) und wird von starken Dilatatoren bewegt, die dieselbe An-ordnung zeigen, wie im Vorderpharynx des Käfers (vgl. Fig. 37 m Fig. 8 *dph e* u. *i*).

Das Lumen dieses Abschnittes war auf allen meinen Schnittseri mit einer Ausnahme durch die tiefen Falten der dorsalen Wand (Fig. 3 zu feinen Spalten verengt. Werden diese durch die Dilatatoren gestreck so wird das Lumen ungemein geweitet. Durch glücklichen Zuf erhielt ich auch eine Serie von Querschnitten durch den Larvenko

auf denen sich der Pharynx in seinem Dilatationszustand präsentierte. Ein Hinweis auf die Fig. 37 und 38 dürfte eine eingehende Schilderung der Wirkungsweise der Dilatatoren erübrigen.

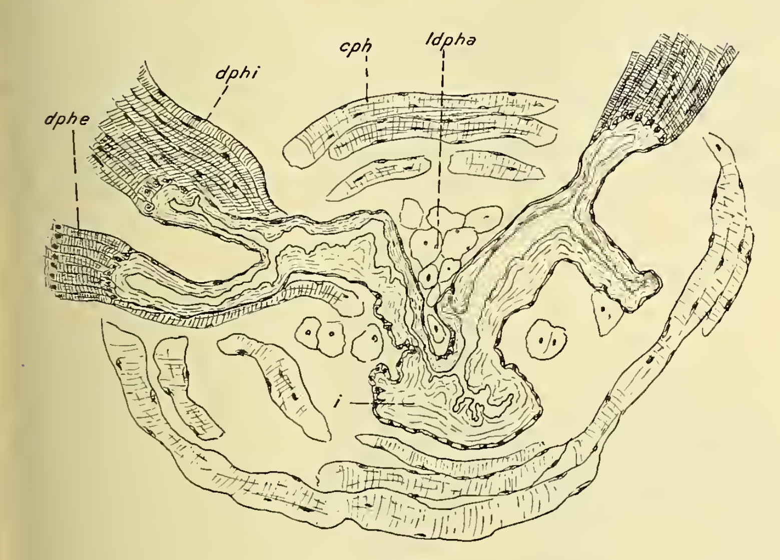


Fig. 37.
Vorderpharynx (drittes Larvenstadium). Querschnitt. Vergr. 164 : 1.

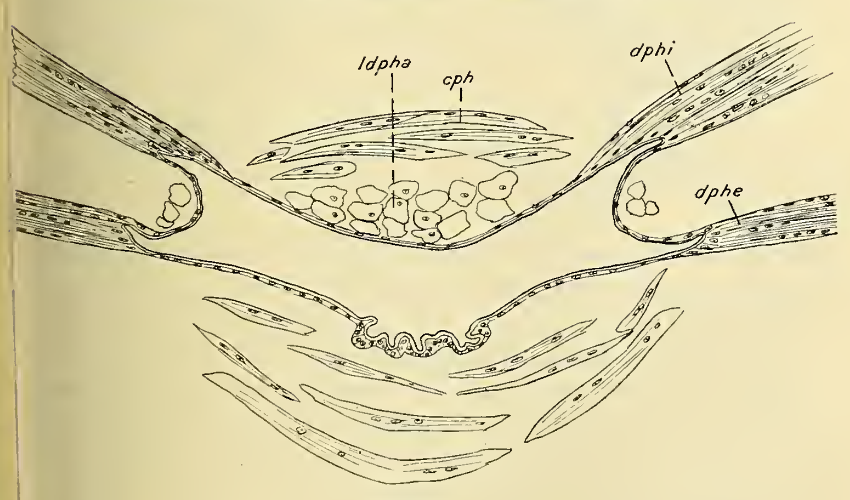


Fig. 38.
Vorderpharynx in Dilatation (zweites Stadium). Querschnitt. Vergr. 164 : 1.

Zu beachten ist hierbei, daß der in Fig. 38 dargestellte Querschnitt iner Larve angehörte, die eben die erste Häutung durchgemacht hatte,

während Fig. 37 einen Querschnitt durch den Vorderpharynx einer erwachsenen Larve zeigt. Es dürfte indessen hiernach keine Schwierigkeiten bereiten, sich auch den in Fig. 37 abgebildeten Pharynx im Dilatationszustand vorzustellen.

Der hohe Grad der möglichen Dilatation und die Stärke der Dilatatoren lassen in diesem Pharynxabschnitt einen äußerst wirksamen Saugapparat vermuten.

Innerhalb des Schlundganglienringes (Fig. 39) verjüngt sich der Pharynx zu einem sehr dünnen Rohr, dessen enges Lumen durch zahlreiche, unregelmäßige Falten der Intima noch mehr reduziert wird. Eine

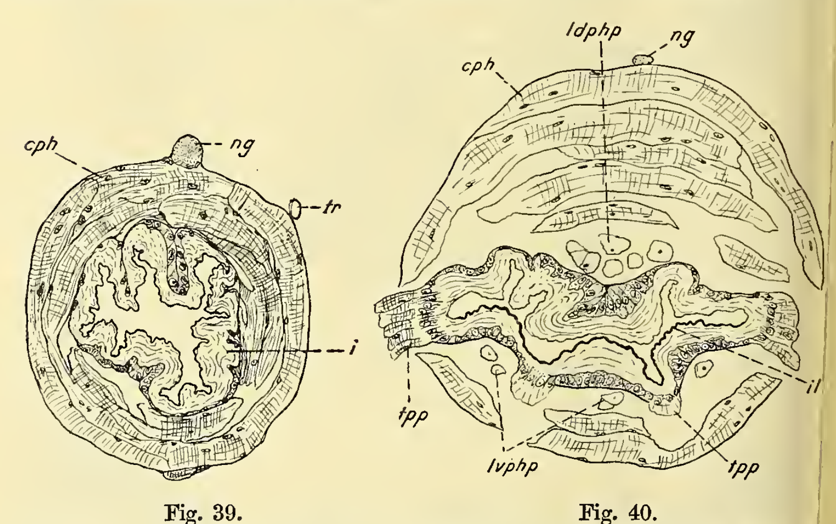


Fig. 39.
»Pylorus« zwischen Vorder- und Hinterpharynx (drittes Stadium). Querschnitt. Vergr. 164 : 1.

Fig. 40.
Hinterpharynx (drittes Stadium). Erster Qu schnitt. Vergr. 164 : 1.

sehr reiche Ringmuskulatur läßt uns in diesem Abschnitt einen V schlußapparat erkennen, der zwischen den Vorder- und Hinterphary eingeschaltet ist.

Noch innerhalb des Schlundringes wird das Lumen wieder weit, die dorsoventrale Abplattung wieder deutlicher. Sobald der Pharyx seitlich wieder frei wird, d. h. gleich nach Überschreiten des in den Gangliencommissuren umschlossenen Gebietes, greifen sta e Dilatatoren an seine ventrale Wand.

Hier beginnt der Hinterpharynx (Fig. 33 *php*). Diesen e-schreibt Deegener in seiner Arbeit über *Cybister Roeseli* sehr n-gehend (S. 505—510). Da meine Untersuchungen dieses Pharyx-abschnittes, — den Deegener, wie weiter oben erwähnt, bereits m

Oesophagus rechnet, — bei der Larve von *Dytiscus marginalis* Resultate ergaben, welche von den für *Cybister* dargestellten in wesentlichen Punkten abwichen und mich zum Teil zu andrer Auffassung drängten, werde ich diesen Abschnitt etwas eingehender behandeln.

Zuvor möchte ich auf die Übereinstimmung im Bau des larvalen und imaginalen Hinterpharynx hinweisen, welche ein Vergleich der Fig. 9 mit den Fig. 40 und 42 zur Genüge wird erkennen lassen: Ein dorsaler Längswulst ist hier wie dort mit drei ventralen durch jederseits zwei schwächere laterale verbunden. Die ventralen Längs-

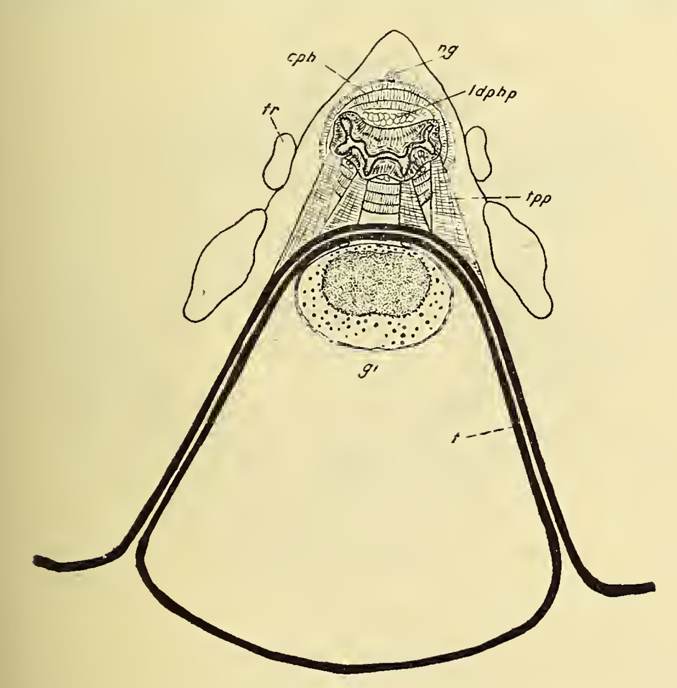


Fig. 41.

interpharynx und Tentorium (drittes Stadium). Querschnitt. Schematisch. (Das Tentorium, welches schräg im Kopfe steht, wurde nach einer Querschnittserie rekonstruiert.)

uskeln (*lvphp*) die bei der Imago auf den mittelsten der drei Ventralülste beschränkt waren (Fig. 9) sind bei der Larve auf diese verilt (Fig. 40, 42). —

Beginnt man mit der Betrachtung eines Schnittes durch den oralen eil dieses Abschnittes (Fig. 40), so fällt sofort die ungewöhnlich starke lbe Innenlamelle (Fig. 40 *il*) der Intima der drei Ventralwülste die Augen. Da in dieser Region Dilatatoren nur an die vier die entralen Wülste begrenzenden Falten ansetzen (Fig. 40 *tpp*), möchte

ich nicht daran zweifeln, daß die gelbe Chitinlamelle der deformierenden Wirkung der äußerst kräftigen Dilatatoren durch ihre Elasticität Widerstand leisten soll. Die Dilatatoren verbinden die ventrale Darmwand mit dem Tentorium (Fig. 41 *t tpp*).

Ein wenig weiter aboralwärts beginnen sich sämtliche Längswülste mit anfangs feinen, dann immer stärkeren und längeren Borsten zu bekleiden, die scharf nach hinten gerichtet sind (Fig. 40, 42, 33).

Die starken ventralen Dilatatoren werden bald durch viel schwächere ersetzt, während jetzt an die dorsalen Falten äußerst starke



Fig. 42.
Hinterpharynx (drittes Stadium). Zweiter Querschnitt. Vergr. 164 : 1.

Muskeln treten, die diese mit dem Hinterhaupt verbinden (Fig. 34, *dph V*). Gleichzeitig verliert die gelbe Innenlamelle (Fig. 40 *il*) d[er] Intima der Ventralwand ihre Stärke, während die der Intima [de]s Dorsalwulstes im selben Maße gewinnt, so daß weiter aboral das V[er]hältnis das umgekehrte ist wie im oralen Teil (vgl. Fig. 40 *il* u. 42).

Die Zähne des Dorsalwulstes (vgl. Dorsalwulst im Hinterpharynx der Imago, Fig. 10), sind besonders stark und regelmäßig, während die übrigen sich durch bedeutende Länge auszeichnen.

Weiterhin beginnt der Pharynx ziemlich jäh sich zu verjüngen (Fig. 43) und die Borstenbewaffnung zu verlieren. Die Falten verstreichen und die Basalmembran umzieht das Darmrohr fast faltenlos,

doch bleibt ein starker dorsaler Wulst dadurch erhalten, daß hier die Intima (Fig. 43 *i*) eine wesentliche Verdickung erfährt. Diese dient augenscheinlich dazu, das Lumen zu verengen und, da auch die Ringmuskeln dieser Partie anfangs recht kräftig bleiben, so ist kaum zu bezweifeln, daß hier ein zweiter »Pylorusabschnitt« des Pharynx vorliegt, der diesen gegen den Oesophagus abschließt.

Der Hinterpharynx liefert, wie schon die Stärke seiner Dilatatoren zeigt (Fig. 41 *tpp*, 34, 42 *dph.V*), wiederum einen Saugraum, der die vorhergehenden, die Mundhöhle und den Vorderpharynx, gewiß zu unterstützen hat. Auf Grund seiner starken Borstenbewaffnung glaubt ihm Deegener außerdem die Aufgabe der Nahrungszerkleinerung zuschreiben zu müssen. Da indessen die Larve nur flüssige Nahrung aufnimmt, möchte ich die Hauptaufgabe der Borsten eher darin erblicken, mit dem Nahrungsstrom hineingelangende Schmutzteilchen festzuhalten, wie ich solche zwischen den Zähnen bisweilen vorfand.

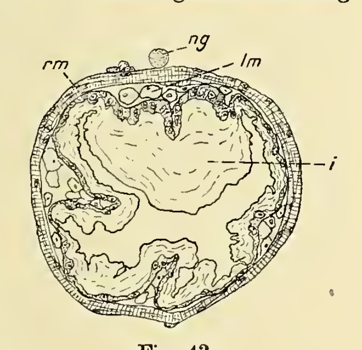


Fig. 43.
Hinterpharynx (drittes Stadium). Dritter Querschnitt. Vergr. 164 : 1.

Die Wirkungsweise der Dilatatoren wird man sich mit Hilfe der Fig. 40—42 nach dem für die andern Abschnitte Gesagten leicht vorstellen können. Die Muskeln wirken vermittelst der anscheinend sehnig gewordenen Epithelzellen (Fig. 42 *ep*), wie ich annehmen möchte, direkt auf die Intima.

Einen gänzlich hiervon abweichenden Wirkungsmodus beschreibt Deegener für die entsprechenden Dilatatoren bei *Cybister Roeseli.* Diese wirken dort allein auf die das Epithel von außen bedeckende Basalmembran (Membrana propria) und, indem sie diese strecken, indirekt auf die übrige Darmwand. Den Epithelzellen zwischen Muskelansatz und Intima glaubt Deegener »keine besondere Rigidität« zuschreiben zu dürfen. Nun ist es zwar auffallend, daß in einer immerhin ziemlich tief liegenden Eigenschaft ein derartiger Unterschied zwischen beiden Objekten bestehen soll. Ich konnte jedoch an meinen sehr zahlreichen Schnittserien weder je eine Spur einer Basalmembran zwischen Muskelansatz und Intima entdecken, noch auch eine annähernd so starke Verdickung der Membran, wie sie Deegener in Fig. 6, Taf. XXXIII, zur Anschauung bringt.

Die Basalmembran war auf meinen Präparaten zwar stets deutlich

(mit Ausnahme der Stellen des Muskelansatzes) und ziemlich kräftig, bedeckte das Epithel jedoch nur von einem Muskelansatz zum andern. Eine gewisse Bedeutung für die Festigkeit der Darmwände, die den Zug der starken Dilatatoren auszuhalten haben, will ich ihr nicht absprechen, muß aber als das eigentliche Form und Halt gebende Element auch hier die Intima ansprechen (s. a. u. den Anhang zu diesem Teil).

Als Antagonisten der Dilatatoren wirken Ring- und Längsmuskulatur in derselben Weise, wie im imaginalen Hinterpharynx.

Überschaut man noch einmal den gesamten Pumpapparat der Larve, so sieht man, daß er sich aus drei Saugräumen zusammensetzt, von denen der dritte durch Pylorusabschnitte eingeschlossen ist. Diese haben augenscheinlich die Aufgabe, ein Rücktreten der Nahrung aus dem Oesophagus in den Hinterpharynx bzw. aus diesem in den Vorderpharynx bei der Dilatation dieser Abschnitte zu verhindern. Mundhöhle und Vorderpharynx zusammen dürften als ein Saugraum wirken. Sie werden durch gemeinsame Dilatation das Blut aus dem Opfer saugen, während der Hinterpharynx die Weiterbeförderung und Säuberung des Nahrungsstromes übernimmt und die Saugwirkung der vorhergehenden Abschnitte unterstützt.

c. Der Oesophagus.

Der Oesophagus ist ein einfaches, analwärts allmählich weit werdendes Rohr, welches in der Regel zahlreiche unregelmäßige Läng falten aufweist (Fig. 44). Die Musc laris setzt sich aus einer lockeren Rin muskelschicht (Fig. 44 *rm*) und spä lichen, hauptsächlich in den Falt verlaufenden Längsmuskeln zusamm (Fig. 44 *lm*).

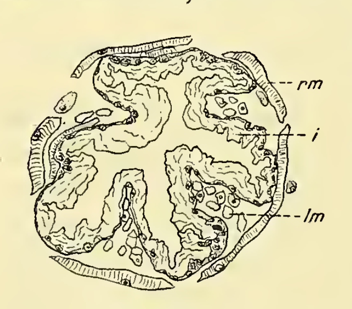


Fig. 44.
Oesophagus (drittes Stadium). Querschnitt. Vergr. 164 : 1.

Die Grenze des Oesophagus geg den Mitteldarm bildet eine Ringfa die der Valvula cardiaca der Im entspricht und seit Ganin (1877) ei der Larve »Imaginalring« heißt.

Diese Bezeichnung soll besagen, die Zellelemente dieses Ringes für das Imaginalstadium bestimmt se Ganin nahm nämlich an, daß während der Metamorphose der samte Vorderdarm zerfalle und aus den Zellen des Imaginalri wieder aufgebaut werde (Rengel, 1896).

Durch neuere Arbeiten über die Metamorphose des Darmka

der Insekten (VERSON, DEEGENER, RUSS, RENGEL u. a.) hat diese Ansicht GANINS einige Berichtigungen erfahren dahin, daß der Imaginalring zwar nicht den gesamten imaginalen Vorderdarm aufbaue (das gleiche gilt vom Imaginalring des Enddarms), da das Epithel des larvalen im großen und ganzen erhalten bleibe, daß er aber alle durch das Wachstum dieses Organs während der Metamorphose benötigten Zellen zu liefern habe, desgleichen, wie VERSON feststellte, bei jeder Larvalhäutung. Meine Beobachtungen am Imaginalring der *Dytiscus*-Larve stehen völlig mit der Darstellung, die DEEGENER von diesem Organteil der *Cybister*-Larve gibt, in Einklang.

Vor dem übrigen Epithel des Oesophagus zeichnet sich der Imaginalring vor allem durch die lebhaftere Färbbarkeit (Hämatoxylin) und größere Anzahl seiner Zellen aus, deren Kerne, einander ausweichend und daher übereinander gelagert, bisweilen eine mehrfache Zellschicht vortäuschen. Sowohl am Imaginalring selbst wie in den vor demselben gelegenen Partien des Oesophagus konnte ich bei erwachsenen Larven ziemlich häufig mitotische Teilungsstadien der Zellen beobachten.

Von der Valvula cardiaca der Imago, der die den Imaginalring der Larve repräsentierende Ringfalte im wesentlichen gleicht, unterscheidet sie sich dadurch, daß sie einen starken Ringmuskel birgt, während jene frei von Ringmuskeln war. Diese Partie reguliert also bei der Larve augenscheinlich die Beförderung des Speisebreies von einem Darmabschnitt in den andern, während bei der Imago der Oesophagusstiel diese Aufgabe übernommen hatte.

Dagegen greifen in die larvale Ringfalte keine Längsmuskeln hinein (wie in Fig. 29). Die Längsmuskeln des Mitteldarms gehen vielmehr über die Falte hinweg direkt zur Oesophaguswand, entsprechen also in ihrem Verlauf hier ganz den von KRÜGER für *Claviger* dargestellten Verhältnissen.

Anhang: Die feinere Struktur der Wand des Vorderdarmes.

Im Interesse der Klarheit der Darstellung des zum Teil höchst komplizierten morphologischen Baues des Vorderdarms bin ich bisher auf die feinere Struktur der Darmwand nicht eingegangen. Diese setzt sich bei allen Insekten, im Vorder- wie auch im Enddarm, aus: Intima, Epithel, Basalmembran (= Membrana propria) und Muscularis zusammen.

a. Die Intima.

Die die Wand des Vorder- und des Enddarms innen bekleidende Chitinhaut wird allgemein als Intima bezeichnet. Entsprechend der Entstehung dieser Darmteile durch Einstülpung des Ectoderms (Stomodaeum und Proctodaeum) ist sie der dieses bedeckenden Cuticula homolog. Wie an dieser lassen sich an ihr in der Regel zwei Schichten unterscheiden: 1) Eine dünnere, homogene, von gelber bis brauner Eigenfarbe, welche dem Darmlumen zunächst liegt, und zwischen dieser und dem Epithel eine meist viel breitere, lamellöse, farblose Schicht.

Jene bezeichnet Berlese als Epidermis, diese als Derma. Wegen der bereits sehr vielseitigen Verwendung dieser Namen möchte ich dieselben nicht übernehmen und werde die Schichten als die gelbe und die lamellöse unterscheiden (*il, lam*).

Die gelbe Chitinhaut, die der Cuticula der Insekten niemals fehlt wird, wie Berlese angibt, bei der Intima bisweilen vermißt. Im Vorder darm der Imago von *Dytiscus* ist sie überall vorhanden, wenn auc oft nur in Gestalt einer sehr feinen Lamelle, während ich sie im eigent lichen Oesophagus der Larve nicht mit Sicherheit feststellen konnte In den Figuren habe ich ihre stärkere Entwicklung durch entsprechend Dicke der Kontur der Intima angedeutet. Aus der vorhergehende Darstellung kann man ersehen, daß sie überall da stärker entwicke ist, wo an die mechanische Leistungsfähigkeit, besonder die Elastizität der Intima erhöhte Anforderungen gestel werden. Diese Beobachtung, die auch Deegener mitteilt, kan man besonders deutlich an der Intima des Kaumagens und des larval Hinterpharynx machen (vgl. bes. Fig. 40 u. 42). Auch bei der Da stellung des Larvenmundes wurde darauf hingewiesen. Ihre maxima Dicke, 10 μ, erreicht die gelbe Schicht auf den Meißeln des Kaumages (Fig. 22, 23). Alle Borstenbildungen bestehen aus gelbem Chiti; meist entspringen sie auch auf der gelben Lamelle. Eine Ausnahme bilden nur die Borsten auf den Deckelplatten zweiter Ordnung des Kaumagens (Fig. 26), die direkt aus der lamellösen Schicht entspringen, die gelbe Innenhaut, die hier also eigentlich fehlt, ersetzend.

Beide Schichten sind in der Regel scharf gegeneinander abgegrenzt. Die lamellöse ist meist viel breiter als die gelbe und zeigt im Oesophagus der Larve einen Durchmesser von etwa 50 μ. Im Kaumagen wird sie teilweise noch viel mächtiger (Fig. 25 *i*). Sie ist farblos und läßt zahlreiche feine Lamellen erkennen, die parallel einander und der Innenkontur der Intima einerseits, dem Epithel anderseits verlaufen. Auch

eine Streifung senkrecht zum Epithel ist oft zu beobachten, die besonders deutlich an einigen Partien des Kaumagens zum Ausdruck kommt (Fig. 23 *IOi*, 24 *IIO*). Die Intima dieses Darmteils zeigt noch andre, verwickeltere Strukturen und bietet bisweilen das Bild eines innig verflochtenen Maschenwerkes. Die lamellöse Schicht der Intima des Kaumagens und des mit diesem eng verbundenen Oesophagusstieles unterscheidet sich auch dadurch von der der übrigen Organteile, daß sie sich leicht mit Hämatoxylin (Delafield) färben läßt, während jene von allen angewandten Färbemitteln nur Säure-Fuchsin aufnahm, diesen Farbstoff vor allem in der der gelben Schicht benachbarten Lamelle.

Eine eigentümlich feine Färbung zeigten mit van Giesonscher Farbmischung gefärbte Schnitte durch den Kropf. Zunächst der gelben Innenhaut ist hier eine dunkel rotbraune Lamelle zu beobachten, die sich scharf gegen die folgenden, fast farblosen, abhebt, die gegen das Epithel hin ganz allmählich wieder ziemlich intensive rote Tönung annehmen.

Im Hinterpharynx der Larve beobachtete ich in der der gelben Lamelle zunächst liegenden deutlich kurze, senkrecht gegen diese gerichtete rote (Säure-Fuchsin) Faserchen.

Im übrigen will ich auf die zahlreichen feinen Farbreaktionen, die mir auf meinen Präparaten zu Gesicht kamen, nicht näher eingehen, da ihre Deutung ein genaueres Eingehen auf den Gegenstand verlangen würde, als im Bereich der Aufgabe vorliegender Arbeit liegt.

Nur das Vorkommen einer dritten Schicht möchte ich nicht unerwähnt lassen, wie sie im Kaumagen zwischen den beiden beschriebenen, von denen sie sich deutlich unterscheidet, auftritt. Mit der lamellösen Schicht teilt sie den Mangel jeder Eigenfarbe. Bei intensiver Hämatoxylinfärbung (Delafield) wurde sie tief schwarz und war sehr schön zwischen der goldgelben Innenhaut und der blauen Lamellosa zu sehen. Auf nach van Gieson gefärbten Präparaten zeigte sie sich je nach Anwendung der Farbstoffe dunkelgelb bis tiefbraun. Bei der Darstellung des Kaumagens habe ich sie als Zwischenschicht (Fig. 20 *zs*) bezeichnet und in den Figuren durch dunklere Tönung kenntlich gemacht. Ihre Verteilung in jenem Organ, vor allem ihre Verwendung zur Gelenkbildung (Fig. 20, die Außenfalten) an Stelle der gelben, läßt mich vermuten, daß diese Schicht auch physikalisch eine Zwischenstellung zwischen jenen einnimmt.

Nämlich dort, wo es sich um die gelenkige Verbindung starrer Teile handelt, findet man die »Lamellosa« häufig reduziert, während

die »Lutea«, gerade an diesen Stellen sehr kräftig sein kann und jene sogar an Breite übertreffen. (Fig. 21 *qf*). Sie ist, wie erwähnt, die für elastische Leistungen geeignetere der beiden die Chitinhaut zusammensetzenden Schichten, die nach Angaben von BERLESE, BIEDERMANN u. a. sich auch durch ihren chemischen Charakter unterscheiden (Gli Insetti, p. 404).

Ihre Entstehung verdankt die Intima dem Epithel. Während die einen sie als Secret der Epithelzellen auffassen, lassen die andern sie durch von außen bzw. vom Darmlumen aus fortschreitende Differenzierung des Zellplasmas entstehen. Für jene Auffassung spräche auf meinen Präparaten, daß man niemals einen allmählichen Übergang zwischen Intima und Epithelzellen beobachten kann, auch nicht auf Entwicklungsstadien jener, wie sie bald nach der Häutung konservierte Objekte zeigen. Epithel und Intima sind stets durch eine scharfe Linie geschieden. Dagegen wäre die komplizierte Faserung, die die Intima bisweilen aufweist, unter der Voraussetzung ihrer Entstehung durch Differenzierung des Zellplasmas leichter zu verstehen. (Nähere siehe bei BERLESE (Gli Insetti, 1908), BIEDERMANN (1903), NILS HOLMGREN (1902).

b. Das Epithel.

Das Epithel des Vorderdarms besteht aus einer einfachen Lage besonders bei der Imago meist sehr kleiner Zellen. Im Oesophagus ist das Epithel bei dieser derart reduziert, daß die Zellen ihren Zusammenhang verloren haben und der Basis der Intima, deren Faltungen folgend, eingestreut erscheinen (Fig. 45 *ep*). Auf die geringe Entwicklung des ösophagealen Epithels macht auch KRÜGER aufmerksam, und spricht unter Hinweis auf die gleichen Beobachtungen älterer Autoren (BEAUREGARD 185, LIST 1887) die Vermutung aus, daß es vom Körper resorbiert werde, da es nach Vollendung der imaginalen Intima funktionslos sei. MÖBUSZ dagegen nimmt an, daß es infolge »secretorischer Tätigkeit« degeneriere. Bei *Dytiscus*

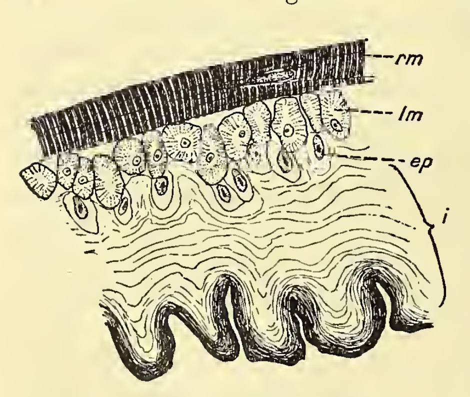


Fig. 45.
Oesophaguswand (Imago). Querschnitt. Vergr. 400 : 1.

scheint mir die Reduktion des Epithels (Fig. 45 *ep*) durch die Breite der Intima (Fig. 45*i*) die es im Anschluß an die Metamorphose zu bilden hatte, hinlänglich erklärt. Im Pharynx (Fig. 10 *ep*) sind die Zellen zwar ebenfalls klein, bilden aber eine zusammenhängende Schicht; desgleichen im Kaumagen (Fig. 46 *ep*). Bei der Larve sind sie im ganzen Vorderdarm relativ ansehnlicher.

Ganz allgemein kann man beobachten, daß dort ein geschlossenes, bisweilen sogar cylindrisches Epithel auftritt, wo eine starke gelbe Lamelle und besonders wo Chitinborsten die Intima bekleiden (Fig. 10, 42, Kaumagen).

Man kann sich jedoch leicht überzeugen, daß die Einzelzelle hier nicht wesentlich größer ist, als an andern Stellen des Vorderdarms. (vgl. Fig. 10 mit Fig. 45 *ep*). Anscheinend erfordert die Bildung des gelben Chitins ein reicheres Zellenmaterial und die Cylindergestalt der Zellen ist allein durch deren gedrängtere Stellung bedingt.

Nirgends konnte ich Zellen beobachten, deren Aussehen auf eine sezernierende oder absorbierende Funktion hätte schließen lassen. Die von Petrunkewitsch durch Studien an *Periplaneta* gewonnene Ansicht, »daß man im Kropf der Insekten ein wichtiges Verdauungsorgan zu erblicken habe«, kann daher für *Dytiscus* nicht in Betracht kommen.

Speicheldrüsen kommen nach Berlese bei erwachsenen Käfern nur sehr selten vor (*Coccinella*, *Blaps*, *Anophthalmus*). Auch der Larve von *Dytiscus* fehlen solche. Höchst interessant ist daher die Beobachtung, die Deegener in seiner Arbeit über die Metamorphose des Darmkanals von *Cybister Roeseli* mitteilt. Hier traten in der Oesophaguswand des fast vollendeten Käfers große Zellkerne auf, die Deegener als die Kerne rudimentärer Drüsenzellen anspricht. Dieselben verschwinden wieder, bevor der Käfer völlig ausgereift ist (S. 548 ff).

c. Membrana propria (Basalmembran).

Wie die Matrixzellen der Cuticula, die Hypodermiszellen, auf der Basalmembran, so lagern auch die Epithelzellen des Vorder- und Enddarms auf einer feinen Haut, der Membrana oder Tunica propria. Auf meinen Präparaten erschien sie wie eine verdickte Zellwand, als welche sie auch Deegener bei *Cybister Roeseli* anspricht. Sie färbt sich rot mit Säure-Fuchsin und erscheint auf Schnitten oft stark lichtbrechend. Ihre Hauptrolle soll sie während der Häutungen spielen, doch deutet ihre starke Entwicklung an Stellen, wo Dilatatoren der Darmwand große Zugfestigkeit zumuten (Hinterpharynx der Larve), darauf hin,

daß sie auch während der Nahrungsaufnahme zu mechanischen Leistungen herangezogen wird.

d. Die Muscularis.

Die Muscularis besteht in der Regel aus zwei Schichten, einer äußeren Ring- und einer inneren Längsmuskellage, von denen die letztgenannte auch fehlen oder auf schmale Streifen beschränkt sein kann (vgl. Kaumagen), und den Dilatatoren (s. o. Pharynx).

Sämtliche Muskeln des Vorderdarms sind quergestreift, doch kommt diese Struktur nicht immer gleich deutlich zum Ausdruck. Die Muskeln heiß konservierter Objekte zeigen oft sehr schön doppelte Querstreifung. In etwa gleichen Intervallen folgen abwechselnd dünne und breite dunkelgefärbte (Eosin, Pikrins.) Bänder. Die bandförmige Anordnung der Muskelfibrillen kam auf Querschnitten durch Muskelfasern in peripher geordneten radialstrahligen Streifen zum Ausdruck (Fig. 45 *lm*).

Die Muskelfasern der Imago boten durchweg einen zierlicheren und geordneteren Anblick als die larvalen, die meist miteinander verwoben zu sein scheinen und mir daher auf Schnittpräparaten nur stückweis zu Gesicht kamen. Die einzelnen Fasern sind bei der Larve relativ viel mächtiger und lassen in der Regel die Querstreifung nur teilweise erkennen.

Außen umhüllt die Muskelfasern ein zartes, mit Säurefuchsin sich rot färbendes Myolemm, das oft zierlich gefältelt ist.

Auf Querschnitten durch stärkere Muskelbündel erkennt man, daß die einzelnen Muskelfasern durch ein feines »Connectivgewebe« (Berlese) verbunden sind, welches vor allem bei Färbung mit Säurefuchsin scharf hervortritt.

Während die Fasern der Ringmuskulatur sich größtenteils mit ihren Enden miteinander verbinden, indem die zugespitzten Enden der Muskelfasern sich dicht aneinanderschmiegen, finden alle übrigen Muskeln ihre Insertion an der Darmwand.

Die Ansichten über die Art dieser Insertion sind geteilt. «Alcuni vogliono che la fibra muscolare raggiunga coi suoi tendini la cuticola e con ciò attribuiscono il tendine allo stesso elemento muscolare; altri invece affermano che la fibra muscolare si arresta alla membrana basale, collegandosi a questa e le cellule ipodermiche comprese tra la membrana stessa e la cuticola, formano, in questo punto, le fibre tendinee (Berlese, Gli Insetti, p. 471).

Jene Auffassung kommt in neuerer Zeit in den Arbeiten von

Snethlage (1905), Nils Holmgren (1902) und von Deegener (1909) zum Ausdruck, unter denen der letztgenannte sich jedoch auf eine prinzipielle Erörterung der in Betracht kommenden Frage garnicht einläßt, während z. B. Berlese (1908), Stamm (1909) und Wege (1909) die direkte Insertion prinzipiell ablehnen.

Da eine eindeutige Stellungnahme in dieser rein histologisch interessierenden Frage nicht in den Rahmen meines Themas gehört, nehme ich von einer solchen von vornherein Abstand.

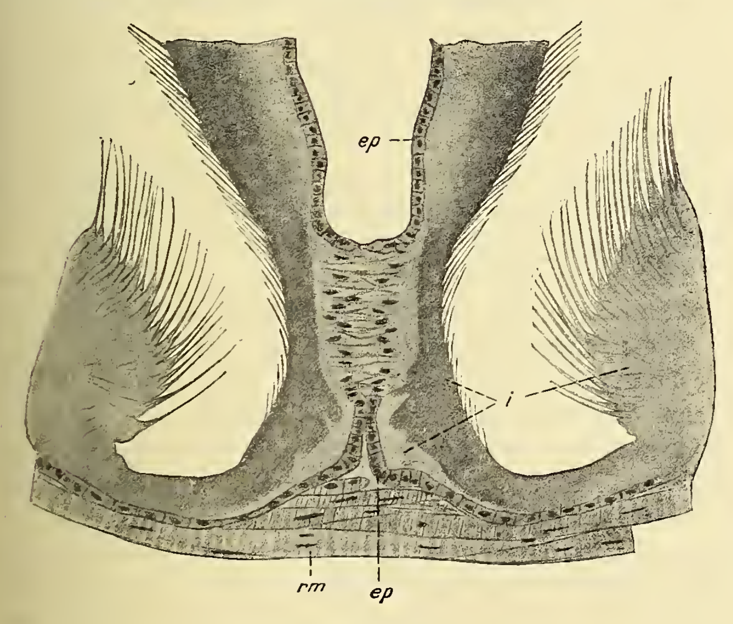


Fig. 46.
Kaumagenleiste II. O. Querschnitt. Vergr. 240 : 1.

Immerhin möchte ich einige einschlägige Beobachtungen mitteilen. Geht man von der Ansicht aus, daß die Muskelfaser an der Membrana propria Halt mache, so bleibt unter anderm festzustellen, ob die Epithelzelle in der Tat befähigt sei, die Aufgabe einer Sehne zu übernehmen (s. o. das Zitat nach Berlese). Nun sind im Kaumagen die Innenwände der schmalen Leiste, die die Deckelplatten erster Ordnung trägt, in ihrem basalen Teil durch ein Band verbunden (Fig. 26, 17*b IO*), das auf Querschnitten ganz den Eindruck einer breiten Sehne macht. Das Epithel hört vor demselben unvermittelt auf, um sich erst jenseit wieder fortzusetzen. Nun läßt dieses Band (Fig. 46) zwei Reihen von Kernen erkennen, die an jeder der Leistenwände entlang ziehen, genau

wie gewöhnlich die Kerne der Epithelzellen, so daß es nicht zweifelhaft sein kann, daß hier die basalen Enden der Epithelzellen beider Wände miteinander verschmolzen sind, d. h. daß je zwei sich gegenüberstehende Zellen zu einem Sehnenstrang zusammengetreten sind. Das wird besonders deutlich, wenn man eine Serie von Querschnitten durch diese Partie verfolgt. Im oralen Teil des Kaumagens sind die Leistenwände ziemlich weit voneinander entfernt (Fig. 26). Hier gleicht das sie verbindende Band weit eher einem glatten Muskel als Epithelzellen. Weiter gegen den aboralen Pol des Kaumagens nähern sich jene indessen einander (Fig. 46) und im selben Maße erhält das Band mehr und mehr das Aussehen zweier Epithelien, in die es sich schließlich aufspaltet (Fig. 17 *b*, *c*). Fig. 46 stellt etwa den mittleren Zustand dar. Die Membrana propria, die sonst, wenn in engen Falten die Epithelien sich aneinanderlegen, was ich häufig beobachtete, besonders deutlich wird, ist hier völlig verschwunden. Ebenso ist überall, wo starke Dilatatoren an die Darmwand treten (Fig. 37, 38, 40, 42) von einer Membran zwischen Muskel und Epithel nichts zu bemerken. Die Muskeln scheinen vielmehr direkt in die Intima überzugehen, doch kann man die Reihe der Kerne des Epithels über die Ansatzstelle de Muskels hinweg sehr wohl verfolgen (Fig. 42 *ep*), so daß die direkt Verbindung des Muskels mit der Intima hier tatsächlich nur scheinba ist. An Objekten, die eben die Häutung oder die Metamorphose übe standen haben, finde ich diese Auffassung bestätigt. Hier ist die Grenz zwischen Muskel und Epithel durch die differente Färbung beider un die regelmäßige Anordnung der Epithelkerne noch ohne Schwierigke festzustellen, doch zeigen die Epithelzellen bereits eine starke Streckur und in ihrem der Intima zunächst liegenden Teil deutliche Chitir sierung, überhaupt wesentliche Unterschiede von ihren von Musk ansatz freien Nachbarzellen (vgl. Fig. 6, Insertion des *phtr*).

Diese Beobachtungen scheinen mir zum Teil zu beweisen, d die Epithelzelle hier in der Tat die Sehne liefert; denn in den -wähnten Kaumagenleisten sind Muskeln garnicht vorhanden. All-dings habe ich meine Präparate nicht daraufhin untersucht, ob au die andre Insertionsweise vorkommt, weil meine Schnitte, nicht u diesem Zwecke hergestellt, für die hierauf zu richtenden Untersuchungen kaum ausreichen dürften.

Hinzufügen will ich nur, daß Berlese, der persönlich für die An-sicht der indirekten Insertion eintritt, einen doppelten Insertionsmodus der Muskeln, wie ihn E. Snethlage glaubt annehmen zu müssen, für höchst unwahrscheinlich hält.

Von außen umhüllt die Muskulatur bisweilen eine feine, seröse Haut, so am Pharynx der Imago und am gesamten larvalen Vorderdarm.

B. Der Mitteldarm.

Der Vorderdarm zeigt entsprechend seinen verschiedenen mechanischen Leistungen eine mannigfaltige Differenzierung seiner einzelnen Abschnitte und einen zum Teil recht komplizierten Bau seiner Wand. Dagegen hat der Mitteldarm, dessen mechanische Leistungen sich auf die Weiterbeförderung der Nahrung beschränken, eine sehr einfache Gestalt, die im einleitenden Teil dieser Arbeit bereits dargestellt wurde (Fig. 1 u. 2).

Bei Imago und Larve, wie bei den Insekten im allgemeinen, treten uns in der Mitteldarmwand, von Innen nach Außen, folgende Bestandteile entgegen. 1) Das Epithel, 2) die Regenerationszellen des Epithels, die unter diesem, bzw. am Grunde blinder Ausstülpungen der Darmwand liegen (Krypten), 3) Die Epithel- und Regenerationszellen umschließende Basalmembran, in neueren Arbeiten meist als Stütz- oder Grenzlamelle bezeichnet, 4) die Muscularis, ein lockeres Netz innerer Ring- und äußerer Längsmuskeln. Eine den Darm außerhalb der Muscularis umhüllende Gewebsschicht, die nach Rengel am Mitteldarm der Insekten überhaupt sehr selten vorzukommen scheint, konnte ich nicht beobachten.

1. Das Epithel.

Dem Mitteldarm ausschließlich wird übereinstimmend von fast allen Autoren hauptsächlich die Erarbeitung der Verdauungssecrete zugeschrieben; er ist aus diesem Grunde vor den andern Darmteilen das Objekt gründlicher Untersuchungen gewesen.

Die im Laufe vor allem der letzten 20 Jahre (bis 1904) über die Secretionsvorgänge im Mitteldarm der Insekten gewonnenen Ansichten hat Berlese (Gli Insetti, 1908) zusammengefaßt. Die dort geäußerten Auffassungen haben Arbeiten jüngeren Datums im wesentlichen bestätigt. Auch meine Beobachtungen am Mitteldarm von *Dytiscus*, der schon von Frenzel und Bizzozero bei histologischen Studien über die Verdauung in Betracht gezogen wurde, deuteten auf nichts hin, das mit den Befunden an andern Objekten nicht in Einklang zu bringen wäre. Hierdurch wird die Deutung der sich darbietenden Erscheinungen wesentlich erleichtert. Trotzdem kann die folgende Darstellung nicht den Anspruch machen, den Gegenstand erschöpfen

zu wollen, denn die Beobachtung der Secretionsvorgänge bietet große Schwierigkeiten, da es sich um Prozesse handelt, deren jeweiliger Stand selten vorauszusehen ist. Zudem versagten hier manche Konservierungsmethoden, die für andre Darmteile gute Resultate lieferten, vollständig. Befriedigende Präparate erhielt ich nur bei Konservierung mit heißen Flüssigkeiten, besonders mit HERRMANNscher und FLEMMINGscher Lösung.

Der gesamte Mitteldarm, der larvale wie der imaginale, ist mit einer einfachen Schicht meist langgestreckter cylindrischer Epithelzellen, die deutliche Zellgrenzen zeigen, ausgekleidet.

Einige Objekte — ganz junge Larven bzw. solche, die eben gehäutet hatten, zeigten an der dann stark aufgetriebenen vorderen Partie des Mitteldarms (die Ursache dieser Auftreibung wird bei Besprechung der Bedeutung des Cöcums erläutert werden) ein kubisches bis plattenförmiges Epithel, ein Beweis für die Plastizität der Zellen, deren Gestalt somit als in erster Linie durch äußere Umstände bestimmt erscheint (Fig. 47).

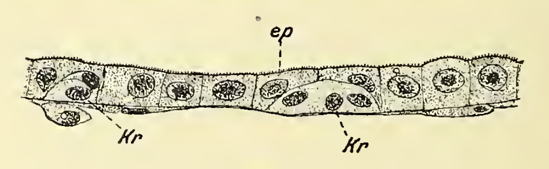


Fig. 47.
Mitteldarmwand einer ganz jungen Larve. Querschnitt. Vergr. 560 : 1.

Die Zellen besitzen einen großen Kern von je nach ihrer Gestalt runder bis länglich ovaler Form. Das körnelige Plasma färbt sich lebhaft mit Hämatoxylin. Gegen das Lumen ist das Epithel häufig durch einen Saum von feinen, glashellen Stäbchen gedeckt.

Die secretorische Tätigkeit veranlaßt indeß eine derartige Mannigfaltigkeit der Erscheinungsformen der Epithelzellen, daß FRENZEL u. a. eine Anzahl morphologisch und physiologisch verschiedener Zellelemente glaubte annehmen zu müssen.

Alle neueren Untersuchungen über diesen Gegenstand, so die von VERSON, BIZZOZERO, VISART, MINGAZZINI, BERLESE, DEEGENER, SCHIMMER, McDUNNOUGH, KRÜGER usw., haben indessen übereinstimmend gezeigt, daß die verschiedenen Zellformen nur verschiedene funktionelle Stadien ein und derselben Zelle bedeuten. BERLESE faßt das Resultat aus den einschlägigen Arbeiten folgendermaßen zusammen: (Gli Insetti, p. 741): «Le cellule dell' epitelio hanno un ciclo di vita relativamente breve, di modo che avviene un continuo loro rinnovamento e di continuo le vecchie, ormai compiuta la loro funzione, si disfanno e scompaiono.»

Neuere Arbeiten, so die von RENGEL, DEEGENER, SCHIMMER, McDUNNOUGH, bringen Darstellungen periodisch verschiedener Verdauungsstadien, die in verschiedenen Erscheinungsformen des gesamten Epithels zum Ausdruck kommen. Ähnliches läßt sich bei *Dytiscus* ebenfalls beobachten, wenn man die Larve in die Untersuchung mit einbezieht. (S. a. den Nachtrag am Schlusse dieser Arbeit.)

Ich beginne mit der Darstellung der Form des Epithels, daß dem in der Literatur als »ruhendes« oder »absorbierendes« (SCHIMMER, Mc DUNNOUGH) bezeichneten am nächsten kommt.

Ein gleichmäßiges cylindrisches Epithel (Fig. 48, 49, 51) bedeckt die Darmwand. Alle Zellen sind, mit gleich zu erwähnenden Ausnahmen, mit einem deutlichen Stäbchensaum versehen. Die meisten

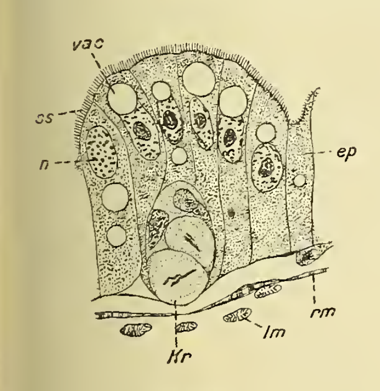


Fig. 48.
Mitteldarmepithel mit Crypte. Wenige Stunden alte Larve. Erster Querschnitt. Vergr. 560 : 1.

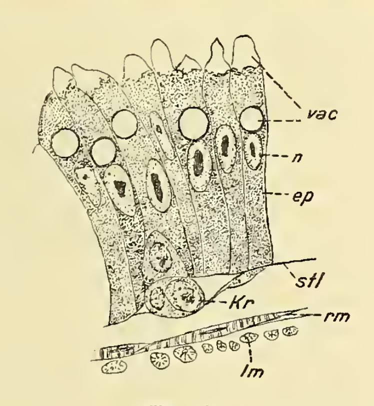


Fig. 49.
Wie Fig. 48. Zweiter Querschnitt. Vergr. 560 : 1.

enthalten je eine oder mehrere wasserhelle, kreisrunde Vacuolen, die in der Regel proximal vom Kern liegen, (Fig. 48, 49) dem sie oft so eng aufsitzen, daß sie sein proximales Ende abflachen oder sogar ausbuchten (Fig. 48).

Vacuole und Kern nähern sich augenscheinlich dem Stäbchensaum mehr und mehr (Fig. 48), bis die Vacuole diesen erreicht hat. Schließlich wird sie unter Auflösung des Stäbchensaumes (Fig. 49) in das Darmlumen ausgestoßen. Oft trifft man Vacuolen, die nur noch durch ein feines Häutchen vom Lumen getrennt erscheinen (Fig. 49).

Eine Kernausstoßung und damit eine Degeneration der Epithelzelle findet bei dieser Art der Secretion anscheinend nicht statt. Sobald die Vacuole, die meist die ganze Breite der Zelle einnimmt, den Stäbchensaum

erreicht hat, scheint sich der Kern von ihr zurückzuziehen. Häufig konnte ich, noch ehe die alte Vacuole sich von der Zelloberfläche gelöst hat (Fig. 49), innerhalb der Zelle bereits neue Vacuolen beobachten, die sich oft durch eine tiefschwarze Oberfläche auszeichneten. Da mir hierfür nur Osmiumkonservierungen vorlagen, mag diese Erscheinung auf die Wirkung des Osmiums zurückzuführen sein.

Deegener betrachtet den Inhalt der Vacuolen, die er am »ruhenden« Epithel von *Malacosoma castrensis*-Larven beobachtete, als Secret, und zwar als ein von der weiter unten zu schildernden körneligen Secretform specifisch verschiedenes. McDunnough dagegen, der ähnliche Vacuolen bei *Chrysopa perla* beschreibt, deutet deren Inhalt als absorbierte Substanz. Da bei *Chrysopa* der Mitteldarm blind endigt, daher auch die Funktion der Resorption ausschließlich übernommen haben muß, liegen hier jedenfalls Verhältnisse vor, die mit andern Objekten nicht ohne weiteres in Einklang zu bringen sind. Ich glaube mich der Ansicht Deegeners anschließen zu dürfen, da das Austreten der sich in den Zellen bildenden Vacuolen ins Lumen, und damit ihre Natur als Secret, unzweifelhaft festzustellen war. Berlese bezeichnet den Inhalt derartiger intracellulärer Vacuolen als «sostanza in aiuto della funzione digestiva». Mir scheint das beschriebene Secret für die *Dytiscus*-Larve mehr zu bedeuten, da ich bei Larven des ersten Stadiums fast ausschließlich diese Form der Secretion beobachtete. Außerdem begegnete mir das dargestellte Stadium des Epithels bei Objekten, die soeben die Häutung durchgemacht haben (Fig. 52); auch McDunnough beobachtete das »ruhende« Epithel hauptsächlich an solchen Objekten.

Häufiger als die oben beschriebene wurde nach den Angaben in der Literatur eine andre Art der Secretion beobachtet, die zum schließlichen Zerfall des sezernierenden Zelle führt.

Meine Beobachtungen an *Dytiscus* stimmen mit den Literaturangaben über diesen Punkt im wesentlichen überein: Es sammeln sich unter dem Stäbchensaum körnelige Secrete, die diesen schließlich abheben. Die Zellen erhalten hierbei keulenförmige Gestalt, und, indem die Keulenhälse sich mehr und mehr abschnüren, werden die Köpfe als große Tropfen ins Darmlumen ausgestoßen. Häufig wird hierbei der Zellkern mitgerissen und die Zelle fällt dem Untergang anheim (Fig. 50 *abz*).

Zur Bildung von sogenannten Becherzellen, wie sie dieser Prozeß bei andern Objekten hervorbringt (Verson, *Bombyx mori* u. a.) kommt es bei *Dytiscus* nicht. Augenscheinlich stehen hier die Zellen unter z

starkem gegenseitigen Druck, der die degenerierten Zellen sogleich aus dem Verbande herausdrängt. Desgleichen beobachtete ich nie das Austreten von Secrettropfen durch den Stäbchensaum hindurch. Dieser verschwand stets bei deren Abstoßung.

Soweit mir meine Präparate ein Urteil gestatten, scheint die Epithelabstoßung bei *Dytiscus* eine permanente und partielle zu sein, nicht, wie bei *Hydrophilus* (Rengel) eine temporäre und totale, die

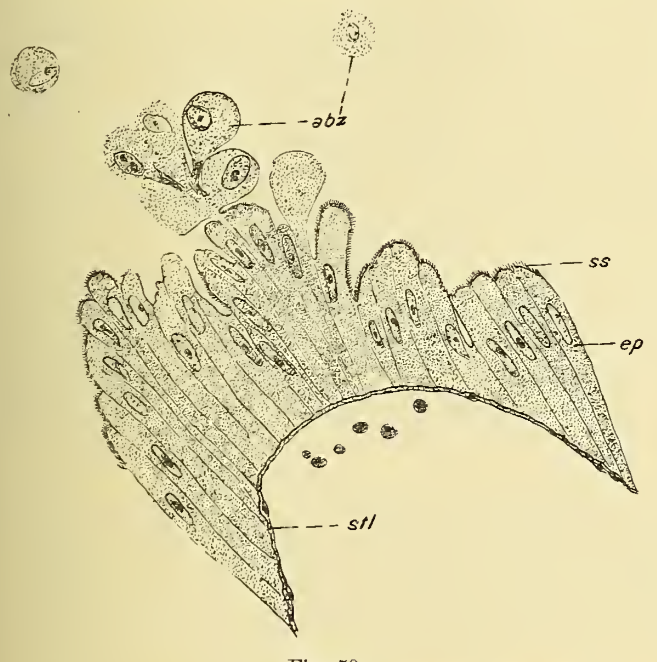


Fig. 50.
Mitteldarmepithel der Imago. Querschnitt. Vergr. 400 : 1.

sowohl nach Angaben von Berlese wie nach den jüngsten einschlägigen Arbeiten ziemlich selten sein dürfte. Jedenfalls boten mir meine Präparate vom imaginalen Mitteldarm ohne Ausnahme, allerdings in verschiedener Häufigkeit, Bilder der Epithelabstoßung, desgleichen bei älteren Larven, nur in wenigen Fällen auch bei Larven des ersten Stadiums.

Darauf, daß bei der Imago Zellabstoßung fortgesetzt stattfindet, weist auch die Tatsache hin, daß das Epithel solcher Tiere, die lange gehungert hatten, stark reduziert erscheint. Die Regeneration der Zellen vermag hier augenscheinlich mit deren Degeneration nicht Schritt zu halten.

Wie mehrfach erwähnt, sind die Epithelzellen, soweit ihre Oberfläche nicht durch sekretorische Tätigkeit deformiert ist, gegen das Darmlumen durch einen Saum von feinen Stäbchen gedeckt.

Der Stäbchensaum, von FRENZEL und später von VAN GEHUCHTEN eingehend untersucht und beschrieben, wurde seitdem so oft im Mitteldarm der Insekten beobachtet, daß man ihn als eine regelmäßige, für den Mitteldarm aller Insekten charakteristische Bildung ansprechen darf.

Über seine Natur äußert sich BERLESE folgendermaßen: »L'orletto è realmente composto di sottilissimi filamenti di reticolo protoplasmatico, i quali giungono tutti allo stesso livello, sia nella parte libera, sia in quella prossimale, che rappresenta la superficie del corpo cellulare. Anzi, a questo livello si nota per ciascun filamento un nodulo e l'insieme dei noduli assume aspetto di membrana; oltre il nodulo il filamento continua nel corpo cellulare per qualche tratto, di poi si perde nel rimanente reticolo.«

Besonders deutlich trat mir der »Stäbchensaum« bei dem beschriebenen Epithel von Larven des ersten Stadiums entgegen, doch vermochte ich ihn auch bei allen älteren und bei der Imago stets festzustellen, wenn auch oft nur in den »Hälsen« der Divertikel (s. u.), d. h. eben nur da, wo die secretorische Tätigkeit die Oberfläche der Zellen intakt ließ.

Die »Basalchondren« konnte ich nur bei günstigen Präparaten bei starker Vergrößerung als solche erkennen. Meist erschienen sie zu einer dunklen Linie vereinigt, die unter dem Stäbchensaum auf der Oberfläche der Epithelzellen hinzieht und lebhaft Säure-Fuchsin aufnimmt.

Die Stäbchen stehen in der Regel senkrecht zur Zelloberfläche; sie sind bei *Dytiscus* in Anbetracht ihrer Dicke verhältnismäßig kurz, wie schon FRENZEL angibt.

An den Zellen der »Kryptenhälse« sah ich deutlich, daß der Stäbchensaum sich über die durch die Basalchondren gebildete Linie hinaus ins Zellplasma fortsetzt, eine Beobachtung, die mit der citierten Auffassung BERLESES in Einklang steht.

Die Tatsache, daß bei der in Fig. 49 dargestellten Secretabstoßung der Stäbchensaum anscheinend aufgelöst wird, und daß trotzdem alle Zellen dieses Stadiums, soweit ihnen nicht gerade Vacuolen aufsitzen, einen Stäbchensaum tragen, zwingt zu der Annahme, daß der Stäbchensaum sich sofort nach Abstoßung der Vacuole von neuem bildet.

Die leichte Zerstörbarkeit und schnelle Regenerationsfähigkeit

wird ebenfalls am ehesten verständlich, wenn man annimmt, daß »die Stäbchen des Bürstensaumes eine unmittelbare Fortsetzung der Filarmasse darstellen, von der am gegebenen Orte die Interfilarmasse größtenteils entfernt worden sei« (Verson, 1904). (Vgl. auch die gründlichen Untersuchungen van Gehuchtens [1890] über diesen Gegenstand.)

Über die Bedeutung des Stäbchensaums sind verschiedene Ansichten geäußert worden, so, er habe den Austritt der Secrete zu erleichtern oder die Epithelzellen, analog der Intima der andern Darmteile, gegen mechanische Verletzungen zu schützen (Frenzel). Berlese hält derartige Hypothesen für zur Zeit noch nicht zulässig und begnügt sich damit, darauf hinzuweisen, daß er der für alle Drüsenzellen gewöhnlichen Erscheinung entspricht: «A me sembra invece che questa disposizione a filamenti di parte della cellula verso la superficie di secrezione sempre si trovi in tutte le cellule secernenti e sia speciale della funzione di secrezione — —».

Am Mitteldarmepithel von *Dytiscus* wurde der Stäbchensaum bereits von Frenzel (1886) beobachtet, später, (1893) auch von Bizzozero.

Deegener beschreibt ihn (1904) für Puppe und Imago von *Cybister Roeseli.* Bei der Larve dieser *Dytiscus* nahestehenden Species hat er ihn vergebens gesucht.

Da Deegener nach seiner eignen Angabe zur Konservierung »fast durchweg« kalte Sublimat-Eisessiglösung verwandte, der ich mich ebenfalls häufig bediente — für die andern Darmabschnitte mit Erfolg —, ist vielleicht das Fehlen des Stäbchensaums dieser Konservierung zuzuschreiben, denn auch meine Präparate derart konservierter Larven ließen nie einen Stäbchensaum erkennen.

2. Die Crypten.

Wie oben ausgeführt, hat die secretorische Tätigkeit der Epithelzellen deren Degeneration und schließlichen Verlust im Gefolge. Eine entsprechende Regeneration muß diesem Prozeß gegenüberstehen. Sie geht, wie bereits Frenzel erkannte, von gewissen, unter dem Epithel auf der Basalmembran lagernden Zellen aus, die er treffend als »Epithelmutterzellen« bezeichnete. Er betonte allerdings außerdem den Ersatz von Epithelzellen durch amitotische Teilung reifer Epithelzellen, eine Ansicht, die später von Bizzozero und Rengel angegriffen wurde und wohl heute als allgemein aufgegeben angesehen wird.

Man sieht z. Z. den Herd der Epithelregeneration des Mitteldarms

ausschließlich in den Nestern, zu denen sich die Epithelmutterzellen gewöhnlich vereinigen, den sogenannten Crypten.

Die Gestalt der Crypten ist bei den verschiedenen Objekten eine verschiedene. Im allgemeinen treten sie bei den Larven in primitiverer Form auf, als bei der Imago, wenigstens bei den Coleopteren (Léger und Duboscq 1902), doch dürfte auch das umgekehrte Verhältnis vorkommen, wenn nämlich der Darm der Imago nur noch untergeordnete Bedeutung besitzt (z. B. bei Bombyciden), eine intensive Regeneration des Mitteldarmepithels daher erübrigt.

Übereinstimmend läßt sich für alle Cryptenzellen feststellen, daß sie sich durch mitotische Teilung vermehren und so neue Zellen liefern, die die verbrauchten Epithelzellen ersetzen.

Im einfachsten Fall, z. B. bei einigen Bombyciden (Verson 1905, Deegener 1908) liegen hier und da unter dem Epithel Häufchen von zwei bis drei Zellen, bzw. Keimnester mit zwei bis drei Kernen — denn Zellgrenzen sind nach Angabe aller Autoren in der Regel nicht sichtbar — deren Kerne kleiner als die des reifen Epithels und sehr hämatophil sind. Auf diesem Stadium fand ich die Crypten eben aus dem Ei geschlüpfter *Dytiscus*-Larven (Fig. 47 *Kr*), deren Darm noch die embryonalen Dotterreste enthielt. Auf der Stützlamelle, unter dem Epithel, lagen hier recht vereinzelt kleine Zellnester, die sich durch ihr helleres Plasma und ihre ein bis vier sehr dunklen Kerne (Fig. 47) scharf von jenen abhoben. Gegen das Darmlumen waren sie stets durch die benachbarten Epithelzellen gedeckt (Fig. 47 *ep*).

In den Crypten wenig älterer Larven kann man bedeutend mehr Kerne zählen. Sie buchten die Stützlamelle häufig distalwärts ein wenig aus (Fig. 48, 49 *Kr*), treten aber proximal noch nicht mit dem Darmlumen in Verbindung. Entweder sind die Crypten allseitig abgerundet und heben sich von den Epithelzellen deutlich ab (Fig. 48) oder die dem Darmlumen zunächst liegenden Cryptenzellen zeigen einen allmählichen Übergang zu den das Darmlumen begrenzenden reifen Epithelzellen, indem sie sich durch deutliche Grenzen von der übrigen Crypte scheiden und eine gestreckte Gestalt annehmen (Fig. 5[illegible] *epi*). Diesen Übergang beobachtete ich an jungen Larven, die bereits Nahrung aufgenommen hatten.

Besonders auf dem jungen in Fig. 48 dargestellten Stadium kamen mir häufig Stadien mitotischer Teilungsprozesse zu Gesicht. Es findet also hier eine intensive Zellvermehrung statt und da der Prozeß der Epithelabstoßung noch nicht oder nur in geringer Intensität einzusetzen scheint, daher auch nur wenige der Cryptenzellen zur Regen-

ration des Epithels herangezogen werden, gewinnen die Crypten mit fortschreitendem Alter an Größe und an Zahl ihrer Zellen (vgl. Fig. 48 mit 51). Die Anzahl der Crypten dürfte schwer abzuschätzen sein, sie ist bei der jungen Larve in dem hinteren, schlankeren Teil des Mitteldarms relativ größer, als in dessen erster Hälfte und schwankt zwischen 10 und 20 auf einem Querschnitt. Durch die fortgesetzte Vermehrung der Keimzellen wächst die Crypte bereits auf dem ersten Larvenstadium derartig an, daß durch distale Ausbuchtung der Basalmembran Darmdivertikel, Cryptenschläuche, entstehen.

Eine derartige kontinuierliche Vermehrung der Cryptenzellen während der Larvenperioden findet nicht bei allen Insekten statt; oft beschränkt sich die Vermehrungstätigkeit der Keimzellen auf die Häutungsperioden, so nach Angabe McDunnoughs bei *Chrysopa perla.* Denn während der Häutungen wird, wie Möbusz und Verson feststellten, das gesamte Mitteldarmepithel aus den Crypten ersetzt.

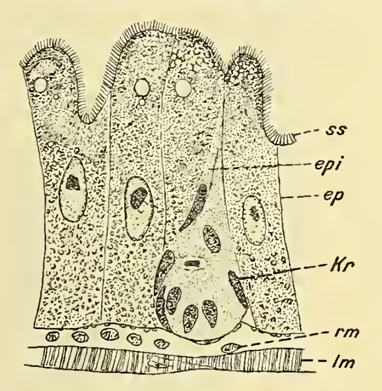


Fig. 51.
Mitteldarmepithel mit Crypte. Wenige Tage alte Larve (erstes Stadium). Längsschnitt. Vergr. 560 : 1.

Verson beschreibt diesen Vorgang für *Bombyx mori.* Gegen das Ende jeder Larvenperiode beginnen die in den Nestern liegenden Regenerationszellen sich lebhaft zu vermehren. »Ist die Zahl von 25 bis 30 Elementen für je ein Nest erreicht, so steht — wenigstens vorübergehend — der Teilungsvorgang still. Aber die aus ihm verkleinert hervorgegangenen Zellen benutzen die Pause nicht allein, um allmählich die Größe ihrer Voreltern wieder zu erlangen, sondern sie wachsen noch darüber hinaus, heben sich vom Muskelschlauch ab, drängen sich zwischen die schon teilweise entleerten Zellen des Epithels und schieben einen protoplasmatischen Fortsatz vor, der nach und nach die freie Oberfläche erreicht. Nun breiten sie sich auch nach den Seiten aus, werden cylindrisch und nehmen schließlich den Platz der schon entleerten und abgestorbenen Zellen ein, welche nach kurzer Zeit zu vollständigem Schwunde kommen«. Eine kleinere Anzahl der Keimzellen bleiben in den Crypten zurück, »verfallen aber sogleich in den Zustand ruhender Keime«, in dem sie bis zur Annäherung der nächsten Häutung verharren.

Die Vorgänge während der Häutungen habe ich nicht in den

Bereich meiner Untersuchungen mit einbezogen. Ein Vergleich der Crypten einer *Dytiscus*-Larve vor und nach der Häutung zeigt aber bereits, daß die Vermehrung der Cryptenzellen auch während der Häutungen stattfinden muß. Denn die Anzahl der in der Crypte enthaltenen Kerne hat während des Prozesses nicht abgenommen, obwohl ein vollständiger Ersatz des Epithels wohl auch hier anzunehmen ist (vgl. Deegener, 1904). Der Vermehrungsprozeß der Keimzellen ist bei der *Dytiscus*-Larve anscheinend kontinuierlich.

Fig. 52 zeigt eine Crypte kurz nach der ersten Häutung. Die Stützlamelle (*stl*) ist ein wenig distal ausgebuchtet. Verfolgt man eine fortlaufende Serie von Querschnitten durch den Darm, so findet man den Grad der Ausbuchtung der Crypten von vorn nach hinten zunehmend. Fig. 52 stellt etwa ein Mittelmaß dar.

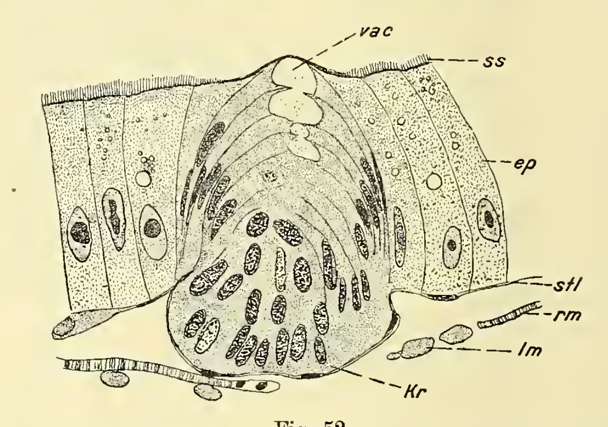


Fig. 52.
Mitteldarmepithel und Crypte. Larve kurz nach der ersten Häutung. Querschnitt. Vergr. 560 : 1.

Das eigentlich neue, was dieses Stadium gegen das vorige bietet ist das Vordringen der Crypte gegen die Innenfläche der Darmwand Sie liegt von nun an zwischen den Epithelzellen, nur seitlich von ihne begrenzt (Fig. 52). Die dem Darmlumen zunächst liegenden Crypten zellen haben sich lang gestreckt und neigen über der Crypte zusammen so daß man diese wohl mit einer Knospe vergleichen kann, die ebe aufblättert (Schimmer). Die äußersten der »Cryptendeckzellen« e reichen sich nicht mit ihren einander zugekehrten Enden, vielmeh bilden sich hier Vacuolen, die ein eigentümliches, feinkörniges Secre (Fig. 52 *vac*) enthalten, welches sich durch Farbreaktion und sein ganze Erscheinung von den oben beschriebenen Secreten unterscheide somit als eine dritte Secretform, als »Cryptenhalszellensecret« anz

sprechen ist. Ganz ähnliche Crypten beschreiben SCHIMMER und KRÜGER für eine Grylloidee und einen *Claviger*. Es liegt hier also wiederum eine Cryptenform vor, die bei andern Insekten den imaginalen Zustand repräsentiert.

Schon während dieses zweiten Larvenstadiums buchtet sich nun die Crypte zu ziemlich tiefen Blindsäcken aus. Der (Fig. 53) Regenerationsherd, die »Crypte« in engerem Sinne, bleibt stets im distalen Grunde des Blindsackes, dem Cryptenfundus (RENGEL, DEEGENER). Dieser wird gegen das Darmlumen durch Zellen von bereits epithelialer Anordnung und cylindrischer Gestalt gedeckt, die in der Achse des Cryptenschlauches zusammenstoßen. Weiter gegen die Basis des Blindsäckchens hin beginnt das »Cryptenepithel« (DEEGENER) zu secernieren. Es bilden sich Secretvacuolen (Fig. 53 *vac*). Bereits an einigen Crypten des Objekts, dem die in Fig. 52 dargestellte angehörte, macht sich ein Versinken der Cryptenmündung in die Tiefe bemerkbar. Indem dieser Prozeß fortschreitet und die benachbarten Epithelzellen sich an der Bildung des Cryptenhalses zu beteiligen beginnen (Fig. 53), wird der Übergang des Cryptenepithels zum Darmepithel mehr und mehr verwischt. Dieses setzt sich nunmehr direkt in jenes fort (DEEGENER). Abweichend von DEEGENERS Befunden bei *Cybister* beobachtete ich, wie erwähnt, schon bei der Larve im Cryptenschlauch Secretvacuolen. Diese bleiben anfangs (Fig. 52, 53 *vac*) voneinander und vom Lumen durch sich in der Mittelachse des Cryptenschlauchs erreichende Zellen getrennt, doch konnte ich auch die Entleerung der dem Lumen zunächst liegenden Vacuole in dasselbe beobachten.

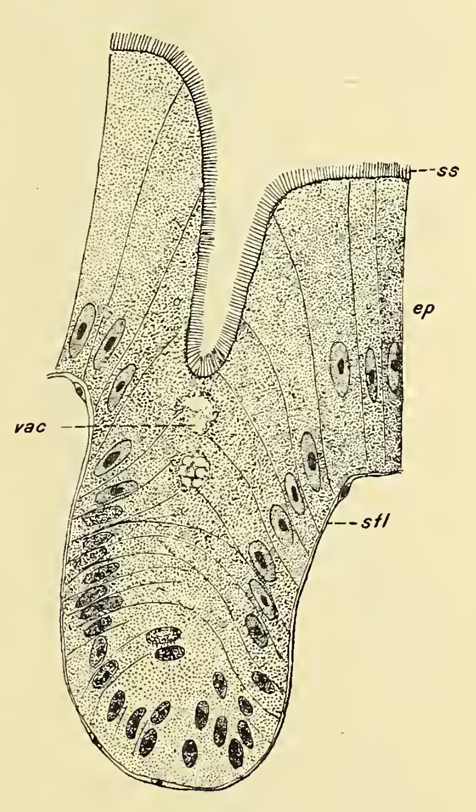


Fig. 53.
Cryptenschlauch (zweites Larvenstadium). Querschnitt. Vergr. 560 : 1.

Im dritten Larvenstadium zeigt die Gestalt der Cryptenschläuche gegen die des zweiten keinen nennenswerten Unterschied (Fig. 54). Für alle Larvenstadien ist charakteristisch, daß die Crypten innerhalb des den Darm umspannenden Muskelnetzes bleiben (Fig. 54), durch dessen Druck sie oft umgebogen, ihre Köpfe abgeplattet werden.

Die Cryptenschläuche der Imago dagegen (Fig. 55), die den höchstentwickelten Typus repräsentieren, treten durch die lockeren Maschen des Muskelnetzes hindurch und verleihen dem Mitteldarm sein eigentümlich zottiges Aussehen. Wie schon Bizzozero, der sie ausführlich beschreibt, angibt, zeigen die Cryptenschläuche an der Basis eine schwache Einschnürung (Fig. 55), nehmen bis etwa gegen ihre Mitte mehr oder weniger an Weite zu um sich gegen den Cryptenkopf wieder zu verjüngen. Dieser zeigt bisweilen wieder eine geringe Anschwellung. Im Cryptenfundus allein (Fig. 55 *kr*) befindet sich wie gesagt der Regenerationsherd. —

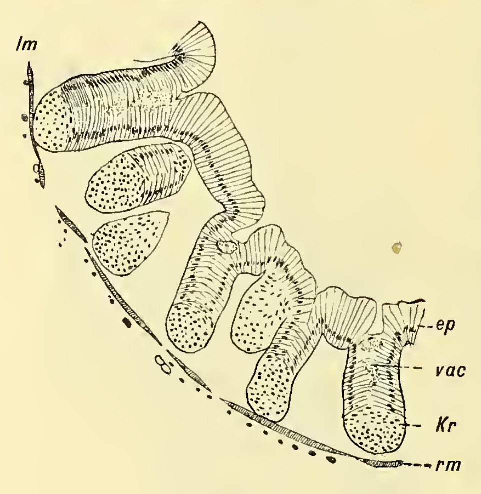


Fig. 54.
Mitteldarmwand (drittes Larvenstadium). Querschnitt. Vergr. 78 : 1.

Die Länge des Cryptenschlauches beträgt bei einem normal genährten Käfer etw 1 mm und darüber. Die eigenliche Crypte nimmt nur etw $^1/_{10}$ des ganzen Schlauches ein. Dann folgen zahlreiche Schicht von Cryptenepithelzellen.

Bald treten auch, immer in der Längsachse des Schlauches, Secre tropfen auf, die weiter gegen die Cryptenbasis hin zu immer größ werdenden Vacuolen (Fig. 55 *vac*) anschwellen. Diese bleiben st durch eine oder mehrere Schichten von Cryptenhalszellen, die i der Mitte zusammenstoßen, von einander getrennt. Die letzte i gewöhnlich gegen das Darmlumen, bzw. den letzten, offenen Teil d Cryptenschlauches, geöffnet (Fig. 55). Dieser, etwa $^1/_3$ des Schlauches einnehmend, wird von einem Epithel bekleidet, das dem d Darmlumens völlig entspricht und direkt in dasselbe übergeht. E die Cryptenschläuche gegen das Darmlumen abschließende Membr wie sie bei *Hydrophilus* vorhanden ist (Rengel u. a.) fehlt, ebe

eine »peritrophische Membran«, die nach BERLESE bei Carabiden und Dytisciden nicht vorkommt.

Die Anzahl der im Cryptenfundus gelegenen Regenerationszellen ist eine sehr erhebliche, wie ein sagittaler Längsschnitt durch diese Partie erkennen läßt (Fig. 56). Mitosen waren häufig zu beobachten (*mit*). Bei mit heißer HERMANNscher Flüssigkeit konservierten Objekten waren bei starker Vergrößerung auch die Zellgrenzen als äußerst zarte, helle Linien zu erkennen. Von den meisten Autoren wird, wie erwähnt, das Fehlen von Zellgrenzen im Cryptenfundus ausdrücklich betont, doch berichtet KRÜGER, daß er Zellgrenzen nur bisweilen vermißte. In andern Fällen seien ihm die Crypten in eine Anzahl polygonaler, getrennter Zellen aufgelöst erschienen. Als ein Syncytium dürfte somit der Cryptenfundus wohl kaum aufzufassen sein. Von den Epithelzellen unterscheiden sich die des Cryptenfundus durch ihre geringe Größe und mehr cubische Gestalt, die auch in der rundlichen Form ihrer Kerne zum Ausdruck kommt. Bereits die benachbarten Cryptenepithelzellen zeigen eine langgestreckte, cylindrische Gestalt, die sie auf ihrem Wege bis ins Darmlumen beibehalten. Man muß wohl annehmen, daß die den Cryptenschlauch auskleidenden Epithelzellen durch den im Cryptenfundus herrschenden Druck, veranlaßt durch die Expansionstendenz der fortgesetzt sich teilenden und wieder anwachsenden Funduszellen allmählich nach dem Lumen zu gedrängt werden. Aus diesem Grunde ist die langgestreckte Gestalt der Cryptenepithelzellen sehr verständlich: Der in der Richtung vom

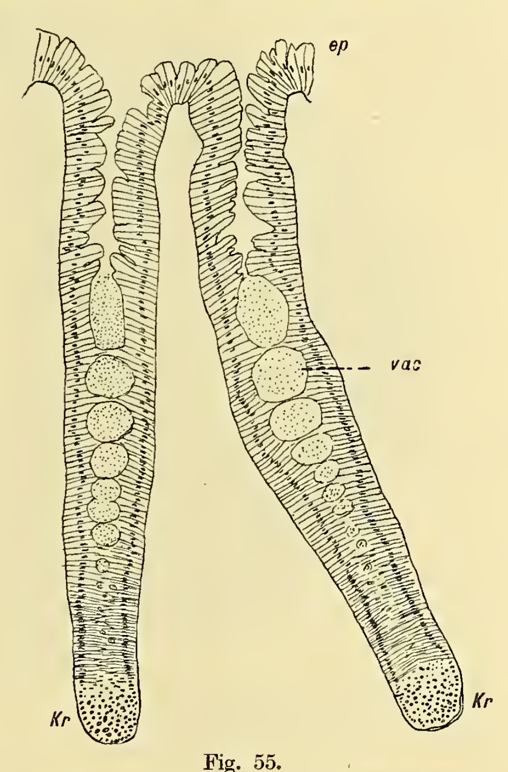


Fig. 55.
Cryptenschläuche der Imago, längsgeschnitten. Querschnitt. Vergr. 78 : 1.

Cryptenfundus nach dem Darmlumen zu wirkende Druck preßt die Zellen seitlich zusammen.

Auf ihrer Wanderung nach der Cryptenmündung gewinnen die Zellen samt ihren Kernen allmählich an Größe. Noch ehe sie den Cryptenschlauch verlassen haben, werden viele von ihnen ins Lumen hinausgedrängt und zerfallen: der Prozeß der Zelldegeneration beginn bereits im Cryptenhals, aber erst in dem Tei des Cryptenschlauches der mit dem Darmlumen in direkter Ver bindung steht (Fig. 55; In der weiter distale Region, in der das spe zifische Cryptenepithe secret ausgeschiede wird (Fig. 55 *vac*), set der Prozeß des Verfa les noch nicht ein.

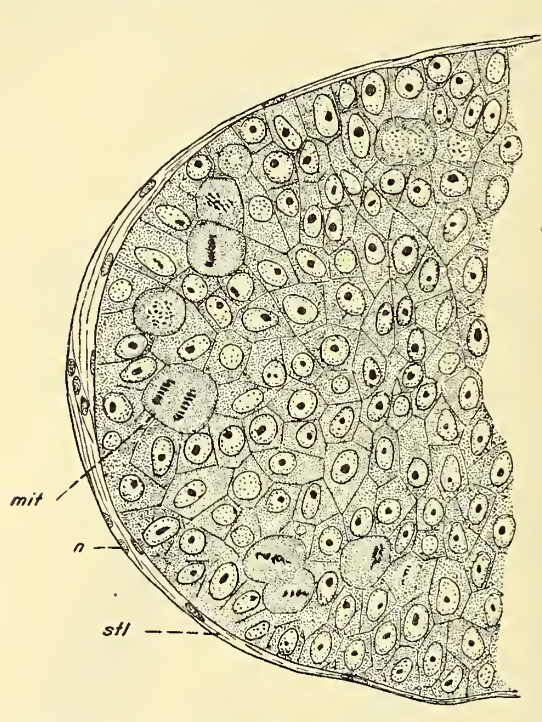


Fig. 56.
Fundus einer Crypte (Imago), längsgeschnitten. Querschnitt. Vergr. 560 : 1.

Zum Schluß möch ich noch auf eigentü liche Farbreaktion verweisen, die DEEG NER am Cryptenha epithel von *Cybister* beobachtete und die eine Zusammensetzung d Epithels aus zwei physiologisch verschiedenen Arten von Zellen a deuten. An meinem Objekt konnte ich ähnliches nicht bemerk (Zool. Jahrb. Anatom. Bd. XX, S. 603).

3. Die Stützlamelle.

Das Epithel des Mitteldarms ruht auf einer ziemlich starken Me bran, die auch die Cryptenschläuche überzieht. DEEGENER ste fest, daß sie während der Metamorphose verloren geht und aus bin gewebigen Elementen neu aufgebaut wird, also bei der Imago aus sonderen Zellen besteht, und vermutet, daß auch die Hüllhaut es larvalen Mitteldarms »ähnlichen Ursprungs« ist, wie jene. Diese V

mutung möchte ich für zutreffend halten, da besonders bei ganz jungen Larven und solchen, die soeben gehäutet hatten, die zellige, selbständige Natur dieser Stützlamelle durch die in regelmäßigen Abständen ihr eingelagerten langgestreckten Kerne (Fig. 47, 51) ziemlich sichergestellt wird. Ein ähnliches Verhalten vermochte ich an der Tunica propria des Vorderdarms und des Enddarms nirgends zu beobachten. Sie ist daher nicht mit dieser zu identifizieren und wird aus diesem Grunde besser als Stütz- oder Grenzlamelle bezeichnet (Deegener, Schimmer u. a.). Zudem scheint mir die aus der Art der Zellregeneration zu folgernde Verschiebbarkeit der Epithelzellen auf ihrer Unterlage deren selbständige Natur vorauszusetzen.

Auf Schnitten erscheint die Stützlamelle als ein stark lichtbrechendes, ziemlich breites Band, welches über die Cryptenschläuche glatt hinwegzieht, zwischen diesen dagegen, d. h. auf der eigentlichen Darmwand, eine reiche und zierliche Fältelung zeigt. Eine eigne Struktur, die besonders am basalen Teil der Cryptenschläuche deutlich zu sehen ist, läßt sie auf nach van Gieson gefärbten Präparaten bei der Imago erkennen. Auf eine zu innerst liegende äußerst feine rötliche Lamelle (Säure-Fuchsin) folgt eine breitere gelbe Schicht (Pikrinsäure), der wieder eine wasserhelle auflagert, in welche in kurzen Abständen runde gelbe Scheiben eingebettet sind, anscheinend Querschnitte von Fasern, die ringförmig den Cryptenschlauch umziehen. Über diese wieder zieht eine feine rötliche Lamelle. Gegen den Cryptenkopf hin schwindet diese Struktur. Die Stützlamelle wird dünner und homogen. Sie färbt sich nur noch mit Pikrinsäure. Ein Sagittalschnitt durch den Cryptenkopf (Fig. 56) zeigt, daß die Stützlamelle auf dem Scheitel des Cryptenschlauches breiter ist. Hier liegen gewöhnlich mehrere Kerne halb übereinander (Fig. 56), die auf eine mehrfache Schichtung schließen lassen.

Den von Deegener für die erwachsene *Cybister*-Larve beschriebenen komplizierten Bau der Stützlamelle konnte ich bei *Dytiscus* nicht feststellen. Die larvale erschien mir zwar stets kräftig, aber relativ einfach. Vielleicht handelt es sich bei dem von Deegener beschriebenen Verhalten bereits um mit der Metamorphose zusammenhängende Veränderungen dieser Membran.

4. Die Muscularis.

Die Muskulatur des Mitteldarms besteht aus einem lockeren Gewebe von inneren Ring- und äußeren Längsmuskeln, von denen diese, wie oben gezeigt wurde, bereits auf den letzten Abschnitten des Vorder-

darms ihren Ursprung nehmen (Fig. 29), ohne doch mit denen des Vorderdarms zusammenzuhängen, wie überhaupt die Muskulatur des Mitteldarms der Insekten nicht mit der der andern Darmteile in Verbindung tritt.

Bei der Larve umschließt die Muskulatur den Darm samt den Cryptenschläuchen. Stellt man ein Flächenpräparat von einem Stück der larvalen Mitteldarmwand her, so sieht man die Muskeln gerade und in regelmäßigen Abständen in Quer- und Längsrichtung hinziehen, so daß ein Netz mit weiten, quadratischen Maschen entsteht.

Die larvale Muskulatur erscheint bei *Dytiscus* nicht so mächtig, wie sie Deegener für die *Cybister*-Larve beschreibt. Sowohl Ring- wie Längsmuskeln bilden hier nur je eine lockere Lage und ziehen wie gesagt, beide frei über die Crypten hinweg.

Bei der Larve kann man leicht erkennen, daß Anastomosen zwischer den Muskelfasern, wie sie für den Mitteldarm andrer Insekten be schrieben werden, nicht vorkommen.

Bei der Imago wird eine hierauf gerichtete Untersuchung dadurc sehr erschwert, daß die Darmdivertikel die Muskulatur durchbreche und die Regelmäßigkeit ihres Verlaufes aufheben. Die Muskelfaser berühren und decken oft einander, indem sie sich zwischen den Crypter schläuchen durchschlängeln, hierdurch ein Studium ihres Verlaufe außerordentlich erschwerend. Da die Muskulatur mir hier von unte geordneter Bedeutung zu sein scheint, im Vergleich z. B mit der de *Hydrophilus*-Darms, wo die periodische Epithelabstoßung unter ihre Mitwirkung vor sich geht (Rengel), will ich von einer speziellere Darstellung absehen.

Längsgeschnittene Muskelfasern ließen meist deutliche Que streifung erkennen, wie sie auch Deegener bei *Cybister* beobachtet während, wie Berlese angibt, die Mitteldarmmuskulatur zahlreich andrer Insekten aus glatten Muskelfasern bestehen soll.

C. Der Enddarm.

Der dritte Hauptabschnitt des Darmkanals, der Enddarm, zei bei Larve und Imago so große Übereinstimmung, daß eine gesonde Darstellung des larvalen und des imaginalen Organs unzweckmäß wäre. Da das Objekt meiner Untersuchungen in erster Linie der Dar kanal der Imago sein soll, werde ich diesen der folgenden Darstellu zugrunde legen und nur da die besonderen Verhältnisse des larva Organs berücksichtigen, wo erheblichere Differenzen dieses notwen machen.

Wie Eingangs dargetan (vgl. Fig. 1 u. 2), gliedert sich der Enddarm in zwei morphologisch erheblich voneinander abweichende Abschnitte, den Dünndarm und das Rectum.

1. Der Dünndarm.

An dem Dünndarm unterscheidet sich wieder eine kurze Anfangspartie von dem folgenden Teil durch ihre kräftige Muskulatur. Deegener bezeichnet sie als »Pylorusabschnitt«. Dieser grenzt jedoch nicht direkt an den Mitteldarm; diese Grenze wird vielmehr durch einen Ringwulst bezeichnet, der in das Darmlumen vorspringt und in dessen Region die vier Malpighischen Gefäße münden.

a. Valvula pylorica.

Berlese bezeichnet diesen Ringwulst als »valvola pilorica«. Sein Vorkommen an dieser Stelle des Insektendarms ist allgemein. Gewöhnlich setzt er sich us einer Anzahl ins umen vorhängender appen zusammen, in ie die Querfalte durch neist sechs Längsfalten ufgespalten wird. «La ostrizione interna», chreibt Berlese, «è ata da uno strato di ellule del Mesenteron iù alte delle altre», so B. bei *Anabolia laevis* Russ).

Bei *Dytiscus* kommt eser Ringwulst dagen außerdem durch eutliche Faltung der armwand zustande, enngleich die Höhe der pithelzellen (Fig. 57) ren wesentlichen Anl an ihrer Bildung t. Trotzdem ist sie cht so bedeutend, daß

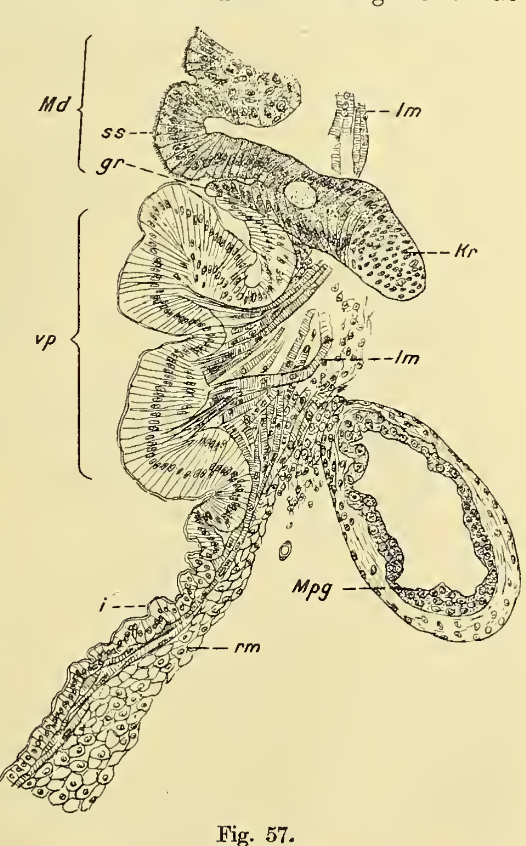


Fig. 57.
Valvula pylorica (Imago). Längsschnitt. Vergr. 164 : 1.

ihr die Bedeutung eines Verschlußapparates zugeschrieben werden dürfte, besonders da eine Ringmuskulatur in dieser Partie kaum vorhanden ist (Fig. 57, 58). Die Querfalte setzt sich aus sechs Haupt- und einigen Nebenlappen zusammen (Fig. 58), die durch die Quer- und Längsfaltung des Epithels hervorgebracht werden.

In diese ins Lumen vorhängenden Lappen greifen zahlreiche Längsmuskeln hinein (Fig. 57 *lm*), die zumeist vom Mitteldarm her

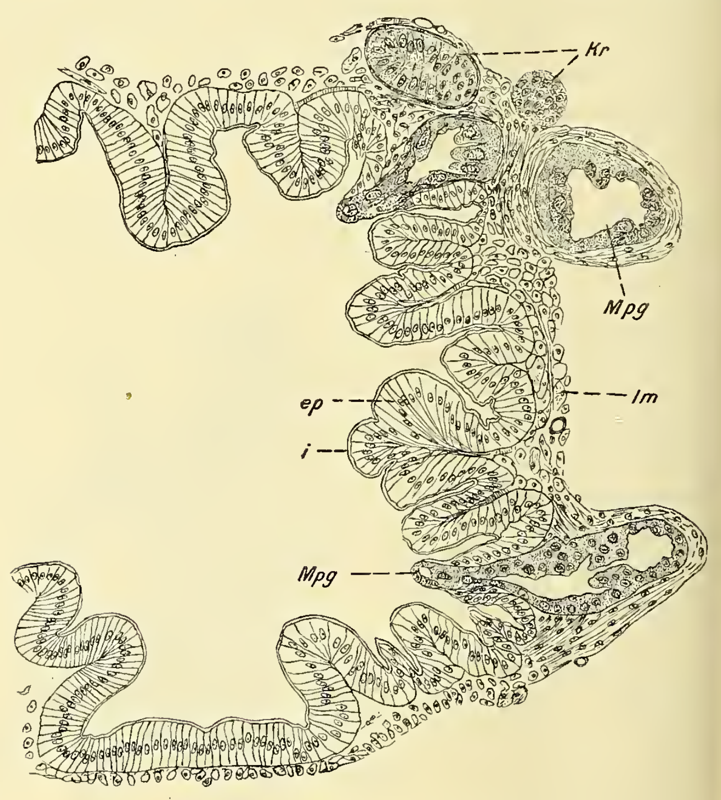


Fig. 58.
Valvula pylorica (Imago). Hälfte eines Querschnittes. Vergr. 164 : 1.

kommen, an dessen Wand sie befestigt sind, ohne jedoch mit der Mitteldarmmuskulatur in Zusammenhang zu stehen. Von dieser unterscheiden sie sich vor allem durch ihre größere Stärke und ausgeprägte Querstreifung, ein Unterschied, auf den Deegener (*Cybister*) ebenfalls aufmerksam macht. Sie inserieren auf der hintersten Partie des Mitteldarms, über dessen letzte Cryptenschläuche sie bisweilen hinwegziehen. Die Aufgabe dieser Muskeln ist anscheinend die Dilatation

der Valvula. Sie verbinden zugleich Mittel und Enddarm fester miteinander.

Ihre Zugehörigkeit zum Enddarm bekundet die Valvula durch den Besitz einer sehr feinen chitinösen Intima; außerdem unterscheidet sich ihr Epithel von dem des Mitteldarms durch seine andre Färbbarkeit, durch die es sich scharf gegen jenes abhebt.

Bei der Larve besitzt dieser Ringwulst zahlreiche kleine Kerne embryonalen Charakters. Er liefert, wie Verson, Deegener u. a. festgestellt haben, während der Metamorphose und während der Häutungen die durch das Wachstum des Enddarms benötigten Zellen (hinterer Imaginalring). Bei jungen Larven schien er mir stärker entwickelt zu sein, als bei erwachsenen. Dies deutet auf seine geringe Bedeutung während der eigentlichen Metamorphose hin, denn der larvale Enddarm übersteht diesen Prozeß, wie Deegener bei *Cybister* feststellte, so daß eine intensive Zellregeneration nicht stattfindet.

Das allgemeine Vorkommen von Ringwülsten am Ende bzw. Beginn des Vorder- und Enddarms dürfte wohl in dem Vorhandensein der larvalen Imaginalringe an dieser Stelle eine ungezwungene Erklärung finden. Bisweilen haben die ursprünglich durch die Expansionstendenz der hier untergebrachten Keimzellen verursachten Ringwülste auch physiologische Funktionen (Verschluß des Darms, z. B. bei *Chrysopa perla*) übernommen. Ihre regelmäßige Erhaltung in das imaginale Dasein hinein, auch wenn ihnen eine physiologische Bedeutung nicht zukommt, dürfte aus ihrer allgemeinen Verbreitung zu verstehen sein.

b. Der Pylorus.

Der eigentliche Pylorusabschnitt, der die Beförderung des Darminhaltes vom Mitteldarm in den Dünndarm regelt, beginnt, nachdem die sechs Lappen der Valvula analwärts abgeflacht sind, dort, wo sich alsbald an den diesen entsprechenden Stellen sechs Längswülste erheben, die bald so weit ins Darmlumen vorragen, daß sie sich proximal fast erreichen. Der starke Ringmuskelmantel läßt in dieser Partie sofort einen Verschlußapparat, einen Pylorus, erkennen (Fig. 59).

Die Intima dieses Abschnittes ist anfangs, wie die der Valvula, dünn, wird aber analwärts allmählich kräftiger.

In ihrem Verhalten gegen Farbstoffe gleicht sie der des Oesophagus. Eine gelbe Innenlamelle konnte ich nicht entdecken. Auf ihrer dem Lumen zugewandten Oberfläche ist sie etwas zackig gewellt, aber frei von Stacheln oder Borsten. Dagegen besitzt die Intima dieses Abschnittes bei der Larve einen allerdings sehr schwachen

Borsten- oder Häkchenbesatz, und eine deutliche gelbe Innenlamelle.

In Übereinstimmung hiermit findet sich die Darstellung DEEGENERS, der die imaginale Intima dieser Partie von *Cybister* als glat bezeichnet, während er an der larvalen eine Häkchenbewaffnung beobachtete, die anscheinend viel mächtiger ist als bei der *Dytiscus*-Larve

Das häufige Vorkommen einer Häkchenintima am Pylorusabschnit andrer Insekten, veranlaßt DEEGENER zu der Annahme, daß es sic »in der Ausbildun der Häkchenintim um einen primitive Charakter handl welcher zwar bei d Larve noch zur En wicklung komm ohne ihr wesentliche Nutzen zu gewähre während ihre Neub dung bei der Ima und auch schon b der Puppe sekund unterbleibt«.

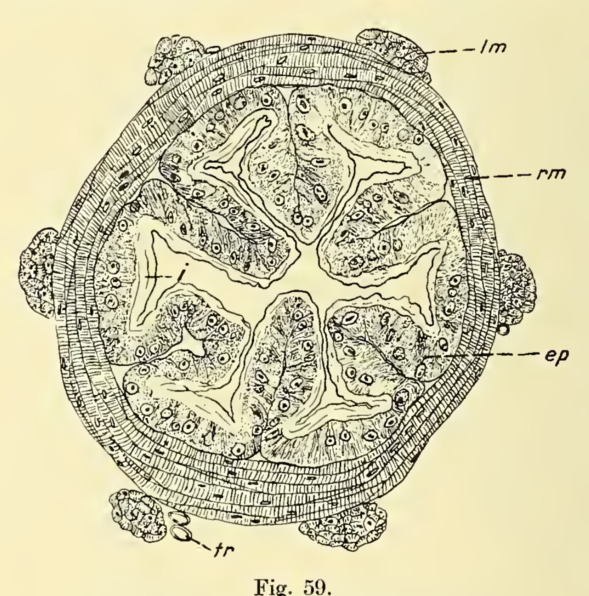


Fig. 59.
Pylorus (Imago). Querschnitt. Vergr. 164 : 1.

Für diese Anahme spräche h die Schwäche u Unregelmäßigkeit »Häkchen«, wel man von vornherein als rudimentäre Bildungen ansprechen möch.

Das Epithel entspricht noch etwa dem des Ringwulstes (Fig. 5, nur daß seine Zellen viel weniger gestreckt sind und eine eigentümlh fädige Struktur des Plasmas senkrecht zur Intima besitzen, die s Erkennen der Zellgrenzen erschwert. Die Kerne sind klein und ru-lich und tragen meist einen dunklen Nucleolus.

Analwärts geht diese Epithelform ganz allmählich in die des eigtlichen Dünndarmepithels über. Dieser Übergang zu dessen viel größen Zellen vollzieht sich von Zone zu Zone nicht gleichmäßig, so daß Querschnitt durch diese Partie ein sehr ungleichartiges Epithel fweist (Fig. 59, 60 *ep*).

Außen trägt das Epithel eine deutliche, aber sehr feine Tuna propria, für die etwa das für diese Membran des Vorderdarms Geste

gilt. Sie beginnt genau an der Stelle, wo das Mitteldarmepithel aufhört (Fig. 57 *gr*), von dessen viel breiterer und anders struierter Stützlamelle sie sich bei starker Vergrößerung leicht unterscheiden läßt.

Die Muskulatur des Pylorusabschnitts besteht aus einem Ringsowie zwei Längsmuskelsystemen. Die ersten Ringmuskelfasern treten direkt unterhalb der Zone auf, in der die Mündungen der MALPIGHIschen

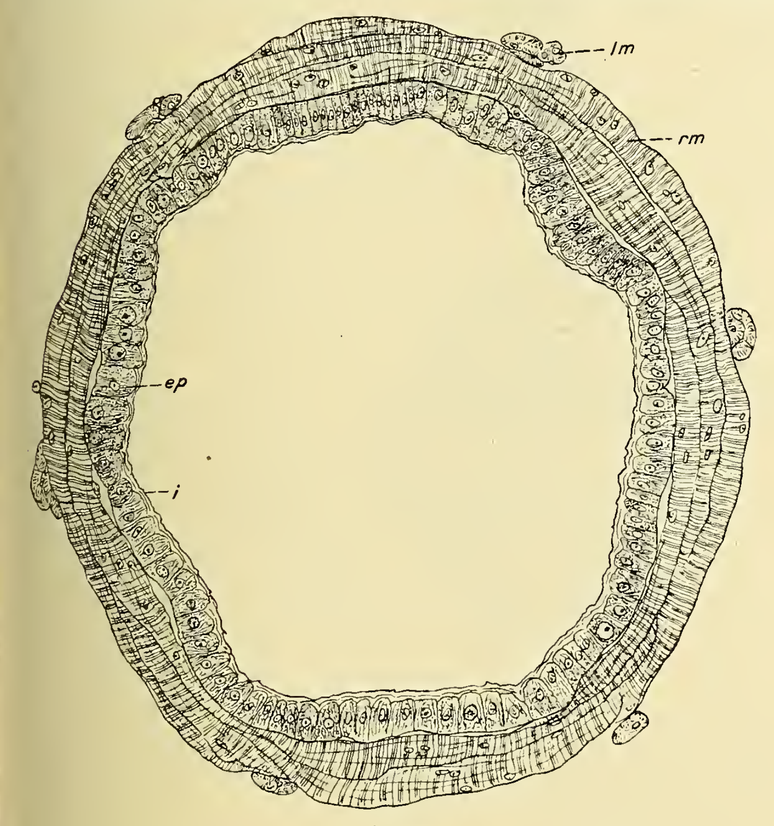


Fig. 60.
Pylorus (Larve. Drittes Stadium). Querschnitt. Vergr. 164 : 1.

Gefäße (Fig. 57 *Mpg*) liegen. Die zuerst nur schwache Ringmuskellage schwillt analwärts (Fig. 57) bald zu einem mächtigen Muskelmantel an. Die Ringmuskeln ziehen hierbei über die Falten glatt hinweg (Fig. 59 *rm*). Ihre Aufgabe ist augenscheinlich, das Darmrohr zusammenzupressen, dadurch die Längswülste einander proximal zu nähern und einen Verschluß dieser Partie herbeizuführen.

Berücksichtigt man allein den imaginalen Pylorus, so gilt obige Darstellung auch für *Cybister* (DEEGENER). Bei dessen Larve dagegen

nehmen die Ringmuskeln dieses Abschnitts einen eigentümlichen Verlauf: »Die inneren Fasern der drei- bis fünffachen Lage der Ringmuskeln, welche ein mehrfach verzweigtes System von untereinander zu einem lockeren Netz verbundener Ringfaserzügen darstellen, setzen sich mit ihrem einen Ende an die Außenwand einer Außenfalte, mit dem andern an die der benachbarten Falte an, so daß durch diese Ringfasern alle Außenfalten des Epithels miteinander in Verbindung stehen« (vgl. l. c. Taf. XLI, Fig. 63).

Mag nun dieser Verlauf der larvalen Ringmuskulatur mir dadurch entgangen sein, daß ich bei allen untersuchten Objekten diesen Darmabschnitt aus unbekannten Ursachen stets im Weitungszustand vorfand (Fig. 60), d. h. ohne wesentliche Faltenbildung, so scheinen doch immerhin bei beiden Larven hier ziemlich erhebliche Differenzen zu bestehen. Ein Bild, wie es Deegener in seiner Fig. 63 bietet, würde jedenfalls den mir von *Dytiscus*-Larven vorliegenden Präparaten in mehrfacher Hinsicht nicht entsprechen.

Desgleichen würde für *Dytiscus* kaum zutreffen, wenn Deegener über den imaginalen Pylorus schreibt: »Die im Vergleich zu der Pylorusmuskulatur der Larve recht schwache und einfache Querstreifung deutet gleich dem Verlust der Häkchenintima auf eine veränderte Funktion dieses Darmabschnitts hin.« Die imaginale Pylorusmuskulatur bei *Dytiscus* zeigt vielmehr nur dieselben Unterschiede von der larvalen, wie sie für den Vorderdarm bereits beschrieben wurden: Die larvalen Muskelstränge sind etwas stärker, aber weniger zahlreich als die imaginalen, die einen weit zierlicheren Bau der einzelnen Fasern und ausgeprägtere Querstreifung erkennen lassen. Unter Berücksichtigung dieser für Vorder- und Enddarm geltenden Unterschiede muß ich der Muskulatur des imaginalen Pylorus jedenfalls eine ebenso kräftige Entwicklung und damit eine gleiche Wirkung zuschreiben wie der des larvalen.

Von den Längsmuskeln gehört ein Teil zu jenen, die wie gesagt auf der Mitteldarmwand ihren Ursprung nehmend, zum Teil in die Lappen des Ringwulstes hineingreifen (Fig. 57 *lm*). Ein großer Teil dieser Muskeln zieht über die Ringfalte hinweg und in die Längsfalten des Pylorusabschnittes hinein, wo die Fasern, häufig in zahlreiche feine Ästchen aufspaltend, sich anheften. Sie schieben sich von Anfang an unter den hier beginnenden Ringmuskelmantel (Fig. 57 *rm*), der ihren ferneren Verlauf bis zu ihrer Insertion an der Pyloruswand umschließt, und als dessen Antagonisten sie aufzufassen sein möge.

Ein zweites System von Längsmuskeln entspringt auf der Pylor-

wand. Die Fasern durchbrechen sofort den Ringmuskelmantel und ziehen auf ihm analwärts, sich zu sechs stärkeren Strängen vereinigend, die auf den Dünndarm übertreten und diesen bis zu seiner Mündung begleiten (Fig. 59, 60 *lm*).

c. Der Dünndarm.

In den eigentlichen Dünndarm geht der Pylorusabschnitt allmählich über, indem sein Ringmuskelmantel sich auf eine einfache Muskellage reduziert, seine Epithelzellen größer werden und entsprechend an Zahl abnehmen, die Intima an Breite gewinnt.

Die sechs Längsfalten, die der Pylorusabschnitt zeigte, behält der Dünndarm auf der ersten Hälfte seines Verlaufes bei (Fig. 61). — Diese Sechsfaltung ist für den Dünndarm zahlreicher Insekten charakteristisch, so andrer Coleopteren (*Hydrophilus*, *Tenebrio*), ferner von Orthopteren, Lepidopteren usw. —

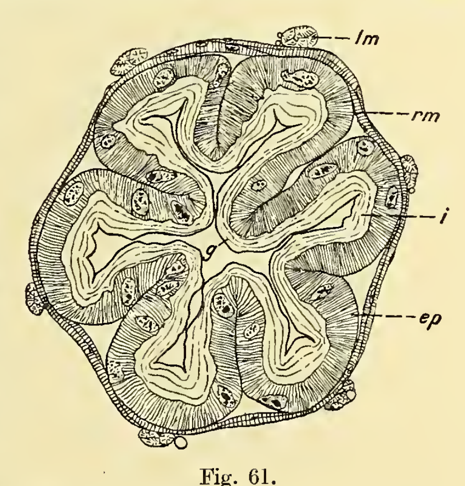


Fig. 61.
Dünndarm (Imago). Erster Querschnitt. Vergr. 164:1.

Etwa auf der Mitte des Dünndarms flachen drei alternierende Falten völlig ab, so daß der Darm nunmehr dreigefaltet erscheint (Fig. 62). Zugleich gewinnt er bedeutend an Umfang. Ein Vergleich von Fig. 61 mit 62 zeigt, daß hierbei die Zahl der Kerne, somit auch der Zellen, nicht zugenommen hat, vielmehr haben anscheinend die einzelnen Epithelzellen an Umfang gewonnen. Abgesehen hiervon ist die Struktur des ganzen Dünndarms bis dicht an seine Mündung ins Rectum einheitlich.

Die Intima ist fast glatt und ziemlich breit. Sie nimmt bei geeigneter Färbung etwas Säure-Fuchsin an, erscheint im übrigen hyalin. Dem Lumen zunächst liegt eine feine, mit Säure-Fuchsin dunkelrot färbbare Lamelle, dagegen ist eine gelbe Innenlamelle, wie sie die Intima des Vorderdarms aufwies, nicht zu bemerken. Bei Anwendung starker Systeme tritt eine feine Lamellierung der Intima deutlich zutage; ich zählte auf einem Querschnitt durch den vorderen Teil des imaginalen Dünndarms 10—12 Lamellen. Gegen das Epithel ist die Intima ebenfalls durch eine feine, rote (Säure-Fuchsin) Linie geschieden,

die sich bei sehr starker Vergrößerung in eine feine granulierte Schicht aufzulösen scheint.

Das Epithel zeigt eine feine, unregelmäßige, fädige Streifung seines Plasmas senkrecht zur Intima, wie solche auch im Dünndarm andrer Insekten (*Cybister*, *Hydrophilus*, *Malacosoma* u. a.) beobachtet wurde. Zellgrenzen festzustellen gelang mir nicht. Vielleicht werden sie, wie Deegener annimmt, durch die Plasmastreifung verdeckt. Häufig machte sich zwischen den Fäden eine feine Körnelung bemerkbar.

Die Kerne sind von auffallender Größe (Fig. 61, 62 *n*), etwa oval, aber nicht immer regelmäßig gestaltet. Die Kernbegrenzung ist un-

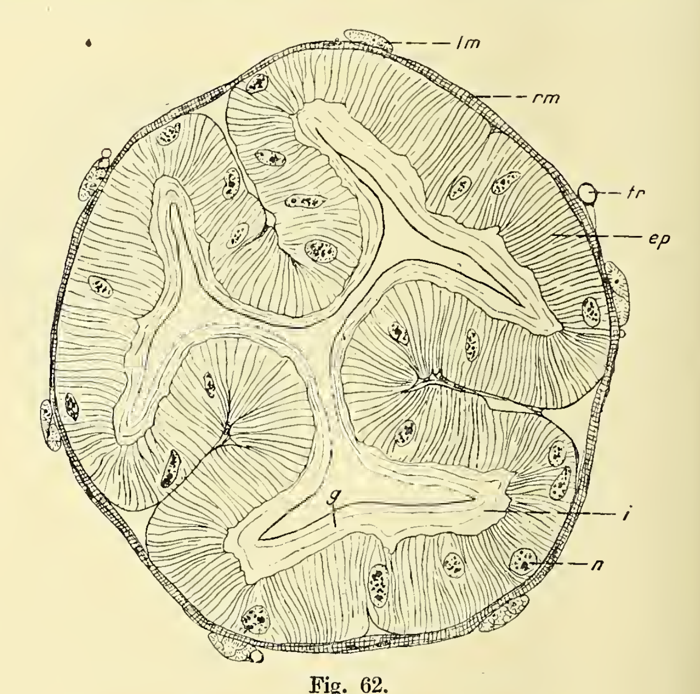


Fig. 62.
Dünndarm (Imago). Zweiter Querschnitt. Vergr. 164 : 1.

deutlich (Deegener). Das Chromatin liegt in einzelnen groben Kör chen verteilt meist etwas peripher, während central in der Regel ein o zwei große dunkel gefärbte (Hämatoxylin) Chromatinkomplexe liege die dem Kern ein charakteristisches Aussehen verleihen.

Das Epithel ruht auf einer deutlichen, mit Säure-Fuchsin dunk violett färbbaren Tunica propria, die hier und da violette Fäd in das Zellplasma entsendet. (Spuren von Zellgrenzen?)

Außen liegen ihr zerstreut langgestreckte kleine Kerne auf, die anscheinend bindegewebigen Elementen angehören und auf Querschnitten etwa durchschnittenen feinen Muskelfasern gleichen.

Umsponnen wird der ganze Dünndarm von einem dichten, aber einfachen Ringmuskelmantel (Fig. 61, 62 *rm*), dessen Fasern glatt über die Falten wegziehen. Die sechs Längsmuskelstränge, die wie erwähnt, vom Pylorus auf den Dünndarm übertreten und ihn auf seinem ganzen Verlauf begleiten, umgeben ihn in regelmäßigen Abständen, anfangs je einer (Fig. 61 *lm*), später je zwei (Fig. 62 *lm*) auf einer Falte. Die Muskelfasern sind sämtlich quergestreift.

Kurz vor der Einmündung in das Rectum tritt zwischen den drei Falten des Darms wiederum je eine neue auf. Zugleich verliert das Plasma seine fädige Struktur. Die Kerne werden kleiner, die Intima dünner. Die Ringmuskulatur gewinnt an Stärke (Fig. 63). Das ganze Aussehen dieses Abschnittes erinnert lebhaft an den Pylorus. Augenscheinlich haben wir es hier wiederum mit einem solchen zu tun, dem hinteren Pylorus des Dünndarms, der ebenfalls eine weitere Verbreitung besitzt, da er nicht nur für *Cybister*, sondern z. B. auch für *Chrysopa perla* (McDunnough) beschrieben wird.

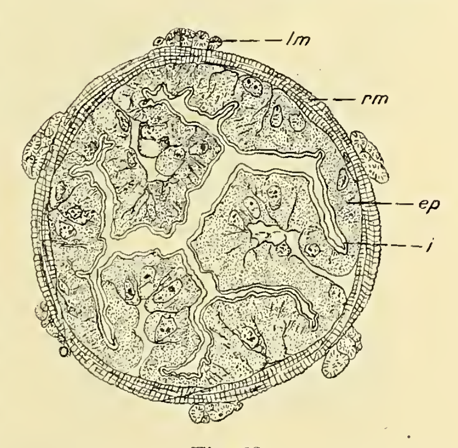


Fig. 63.
Dünndarm (Imago). Dritter Querschnitt. Vergr. 164 : 1.

Bei der Mündung in das Rectum wölbt sich die Dünndarmwand ein wenig in dieses vor (Fig. 64). Die Längsmuskeln treten auf die drei starken Muskelstränge über, die links und rechts von der Dünndarmmündung (Fig. 65) auf der Rectumwand vorbeiziehen, bzw. vom Cöcumende kommend hier ihr Ende finden.

Der larvale Dünndarm unterscheidet sich wesentlich von dem imaginalen nur durch die viel schwächere Intima, die bei der Larve sogar hinter der des Pylorusabschnittes zurücksteht und oft nur als ein feines, rotes (Säure-Fuchsin) Häutchen das Epithel bedeckt.

Über die Funktion des Dünndarms sind die Ansichten noch immer geteilt. Berlese (1908) erklärt ihn kategorisch als «la sede principale dell' assorbimento» und auch Deegener schreibt ihm ohne

Bedenken absorbierende Funktion zu. In gleichem Sinne äußerte sich Verson (1905): »Bedenkt man, daß die Natur hier offenbar bestrebt ist, eine möglichste Vergrößerung der Berührungsflächen zwischen Darmwand und Inhalt zu erzielen . . ., daß die Epithelzellen selbst durch die ungewöhnliche Größe der verästigten (*Bombyx mori*) Kerne auffallen und somit auf eine außerordentliche Intensität ihrer funktionellen Tätigkeit angewiesen scheinen, daß der ganze Hinterdarm überhaupt an seiner Außenfläche von Drüsenbildungen bedeckt ist (Malpighi-sche Gefäße), welche ih in dichten Windunge nach allen Richtunge umziehen, um gewisser maßen wie angewurzelt Epheuranken an seine Lebenssäften zu saugen so sollte man wirklic meinen, daß der Hinte darm an den Resorp tionsprozessen viel reg ren Anteil hat, als ih gewöhnlich zugerechn wird.«

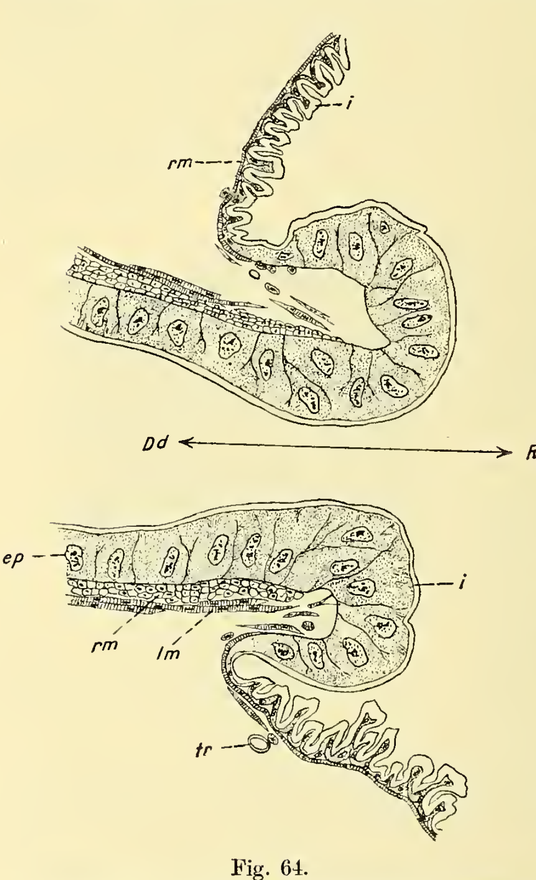


Fig. 64.
Mündung des Dünndarms in das Rectum. Längsgeschnitten. Querschnitt. Vergr. 164 : 1.

Die hier geäuße ten Argumente dürfte jedenfalls auch für *D tiscus* gelten.

Demgegenüber st hen aber die Meinung andrer, z. B. Biede-manns (1898), die d Dünndarm resorbierende Funktionen rundweg absprechen. So -klärt noch 1909 Fritz Schimmer, indem er allerdings vorwiege den Enddarm der Orthopteren im Auge hat: »Die Ansicht Fausse (1882), daß dem Enddarm wegen seiner bedeutenden Länge resorb-rende Funktion zukomme, wird übereinstimmend von allen F-schern als irrig bezeichnet.« McDunnough weist in seiner

gleichen Jahre (1909) erschienenen Arbeit über den Darm von *Chrysopa perla* darauf hin, daß hier der Mitteldarm unbedingt auch die Aufgabe der Resorption übernimmt, da er blind endet, die Speisen somit garnicht in den Enddarm gelangen. Die bei *Chrysopa* vorliegenden Verhältnisse, obwohl sie zu schwerwiegenden Bedenken berechtigen, dürften wohl als ein Ausnahmefall zu betrachten sein. Es mögen hier bei den verschiedenen Insektengruppen wesentliche Unterschiede vorliegen.

Für *Dytiscus* möchte ich mich unbedingt der Ansicht Versons und Berleses anschließen. Schon die streifige Natur des Plasmas läßt auf eine Funktion schließen, die ein Durchpassieren von Stoffen quer durch die Darmwand erfordert. Ein Vergleich des Dünndarmepithels mit dem des Vorderdarms oder des Rectums zwingt ebenfalls zu dem Schluß, daß man es hier im Gegensatz zu jenen Darmteilen mit einem lebhaft funktionierenden Epithel zu tun hat. Vor allem aber findet nur so die Länge und die tiefe Faltenbildung eine befriedigende Erklärung.

Die Intima muß allerdings dann als für gelöste Stoffe passierbar angesehen werden, die, wie Berlese annimmt, durch osmotische Kräfte durch sie hindurchgetrieben würden. Nun ist sie im Dünndarm, im Gegensatz zu allen übrigen Teilen des Vorder- und Enddarms — wenigstens bei der Imago —, frei von der gelben Chitinlamelle, die nach Berlese die Cuticula des Außenskelettes der Insekten ausnahmslos deckt. Da eine osmotisch durchlässige Körperwand, vor allem für Wassertiere, höchst unzweckmäßig wäre, muß wohl dieser gelben Form des Chitins die Eigenschaft der Undurchlässigkeit zugesprochen werden, und ihr Fehlen im Dünndarm wäre in entsprechender Weise zu deuten.

2. Rectum und Cöcum.

Rectum und Cöcum bilden zusammen ein ziemlich einheitliches Organ, dessen Wandungen wenigstens überall wesentlich gleiche Struktur besitzen. Nur dadurch, daß der Dünndarm nicht terminal, sondern seitlich in den »Rectalsack« einmündet, wie das eingangs dargestellt wurde (Fig. 1), entsteht ein blindes Anhangsorgan, das Cöcum. Da die Mündung des Dünndarms (Fig. 65) im übrigen eine besondere Grenze auf dem Rectalsack nicht bezeichnet, eine solche sich eher etwas weiter analwärts markiert — besonders wenn der Rectalsack gefüllt ist (Fig. 65), werde ich den vor dieser Grenze gelegenen Teil

nach BORDAS als »Rectalampulle« bezeichnen, den darauf folgenden analen als Rectum.

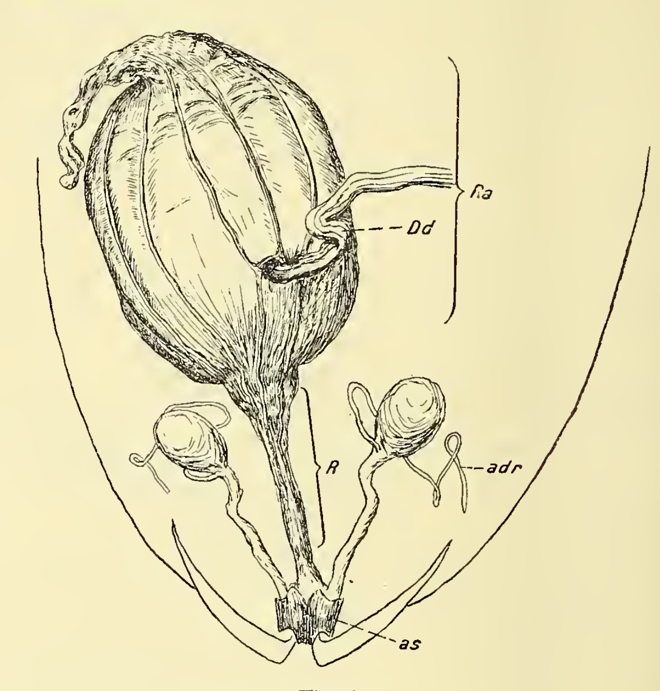


Fig. 65.
Rectum und Rectalampulle. Vergr. 8 : 1.

Die Ausmündung des Rectums, und damit des ganzen Darmes, der Anus, befindet sich, wie bei allen Insekten (BERLESE), am letzten Segment, das, von geringer Größe, bei *Dytiscus* gewöhnlich in das vorhergehende eingezogen, zwischen dessen Tergiten und Sterniten versteckt liegt (Fig. 1, 65 *as*).

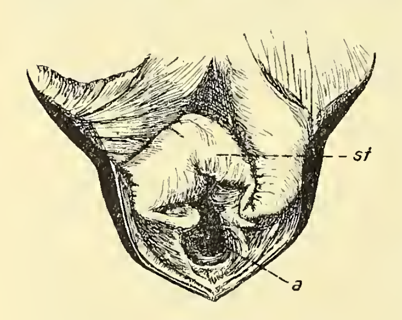


Fig. 66.
Analsegment. Von der Ventralseite gesehen.

Betrachtet man das Analsegment von unten (Fig. 66), so sieht man hier eine kleine rundliche Öffnung, die dorsal von den harten glatten Tergiten (Fig. 65, 69 *tg*), ventral von einer faltigen Haut, die sich in die Öffnung einstülpt, umgeben wird (vgl. Fig. 66, 69 *st*). Auf Querschnitten durch das Analsegment erscheint die Analöffnung als ein feiner Spalt, dessen Wände

durch den Besitz zahlreicher Falten eine bedeutende Weitungsfähigkeit bekunden.

Diese Faltung setzt sich in Längsfalten auf die Wand des Rectums fort und gewinnt dort mehr und mehr an Tiefe (Fig. 70, 67). In die Rectalampulle geht das Rectum allmählich über, indem an Stelle der gröberen Faltung eine außerordentlich dichte, krausenartige Fältelung der Darmwand tritt, die eine ganz bedeutende Weitung der Ampulle ermöglicht (Fig. 68). Gegen die Spitze der Ampulle hin, die oft in einen mehr oder weniger langen Zipfel ausgezogen erscheint, nimmt das Lumen allmählich ab und jene geht unmerklich in ihr blindes Ende über (Fig. 65).



Fig. 67.
Rectum. Querschnitt. Vergr. 164 : 1.

Eine seitliche Anhangstasche am Rectum kommt bei Insekten verschiedener Ordnungen vor, so bei Lepidopteren, manchen Coleopteren — besonders vielen Dytisciden (Bordas) — bei Nepiden, Periplaneta u. a.

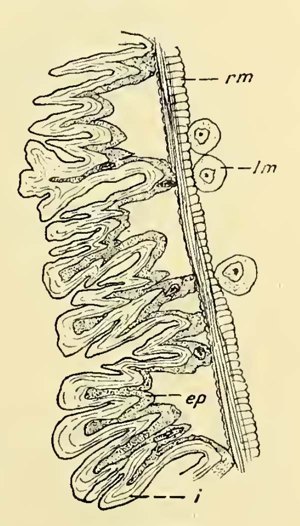


Fig. 68.
Ampullenwand. Querschnitt. Vergr. 560 : 1.

Die Länge und Weite dieser Cöca ist verschieden. Berlese äußert sich über diesen Gegenstand kurz folgendermaßen: »In taluni insetti questa porzione del postintestino forma una singolare tasca cieca impare e laterale che si rivolge all' insù, ed è più o meno allungata e larga. È detta cieco del colon.«

Die Wand des Rectalorgans wird im wesentlichen von einer ziemlich breiten Intima gebildet (Fig. 67, 68), die lamellös und farblos ist und eine feine Innenlamelle trägt.

Das Epithel ist stark reduciert und liegt als dünne Plasmaschicht

der Intima außen auf. Zellgrenzen konnte ich nicht erkennen. Die Kerne, klein und nicht zu zahlreich (Fig. 67, 68), liegen gewöhnlich in einer geringen Anschwellung der Plasmaschicht, die jedoch nur auf den einfachen Falten des Rectums zutage tritt, an den Wänden der Ampulle durch die feine Fältelung verdeckt wird (Fig. 67, 68).

Die Epithelzellen liegen einer äußerst feinen Tunica propria auf.

Die Muskulatur besteht aus einem lockeren Ringmuskelmantel (Fig. 67 *rm*), der nur nahe dem After etwas mächtiger wird (Fig. 69 *rm*)

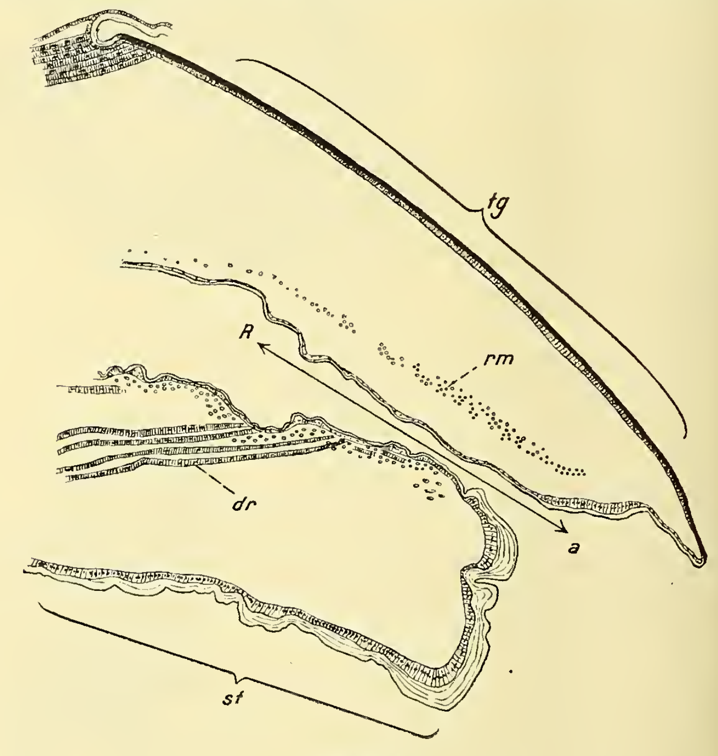


Fig. 69.
Analsegment. Längsschnitt. Vergr. 62 : 1.

und sieben starken Längsmuskeln, die in ziemlich gleichmäßigen A ständen voneinander vom Ende der Ampulle zum Anus ziehen, d jedoch, wie auch Bordas (1906) beobachtete, nur sechs erreiche nachdem sie sich zuvor in zahlreiche feinere Stränge aufgelöst habe Ein Muskel dagegen gibt seine Fasern sämtlich an die Längsmuskulat des Dünndarms ab, die, wie gesagt, auch Muskeln der beiden der Dün darmmündung benachbarten Stränge aufnimmt.

Die Längsmuskelstränge der Rectalampulle verbinden sich b

weilen untereinander durch Verzweigungen, doch scheint hierin merkwürdigerweise keine strengere Regelmäßigkeit zu bestehen. Allgemein fand ich die drei der Dünndarmmündung benachbarten Stränge durch ein Muskelband miteinander verbunden, das wenig abanalwärts von der Dünndarmmündung quer über diese hinzog (Fig. 65).

Noch weniger regelmäßig ist die rectale Längsmuskulatur bei der Larve gestaltet, doch darf man wohl auch hier die Sieben- bzw. Sechszahl für die Hauptstränge als Norm betrachten.

Zu den bisher beschriebenen Ring- und Längsmuskeln kommen am Rectum noch Dilatatoren. Sie inserieren an der Darmwand lateral

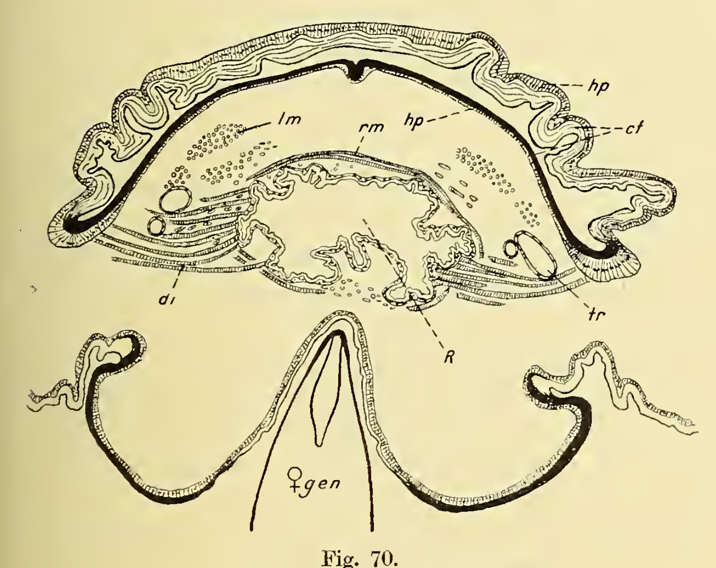


Fig. 70.
Analsegment. Querschnitt. Vergr. 62 : 1.

md ventral nahe dessen Mündung (Fig. 69, 70) und verbinden sie mit lem Exoskelet (Fig. 70).

Auf die Anordnung dieser Muskeln, die ja aus den Fig. 69 und 70 m wesentlichen zu ersehen ist, möchte ich im einzelnen nicht eingehen, la sie bei der unregelmäßigen Gestalt des Rectums unverhältnismäßig chwer festzustellen wäre, dabei für die Funktion dieses formlosen)rgans nicht wesentlich in Betracht kommt.

Die Wirkungsweise der gesamten Muskulatur dürfte, abgesehen on der peristaltischen Wirkung der Ringmuskulatur, folgende sein:)ie recht kräftigen Längsmuskeln werden bei ihrer Kontraktion die lectalampulle verkürzen und bei gleichzeitiger Kontraktion der Ringuskeln die Entleerung des Organs bewirken, und wenn die Kontraktion

schnell und energisch stattfindet, die Fäkalien auszuspritzen imstande sein, wie man solches am lebenden Objekt oft beobachten kann. Die Dilatatoren werden dabei gleichzeitig den Anus weiten und jene Wirkung fördern.

Die, wie erwähnt, mit einer etwas stärkeren Ringmuskulatur versehene Partie nahe dem Anus mag die Bedeutung eines Sphincters haben (Fig. 69 *rm*).

Muskeln, welche aktiv eine Erweiterung der Rectalampulle herbeizuführen vermöchten, sind nicht vorhanden; diese kann somit nur passiv durch die vom Dünndarm her einströmenden Fäkalien bewirkt werden.

Die Gestalt des larvalen Rectalorgans stimmt im wesentlichen mit der des imaginalen überein. Der Anus liegt hier zwischen den beiden Stigmen, mit denen die beiden Haupttracheenstämme am letzten Segment sich öffnen.

Viel interessanter als die Morphologie und Histologie dieses Darmteiles scheint mir die physiologische oder biologische Bedeutung de[r] Rectalampulle zu sein.

Über ihre Funktion bei den Dytisciden hat Bordas (1906) an de[r] Imago, Portier (1903) jüngst an der Larve Untersuchungen vor[-]genommen.

Bordas schreibt der Rectalampulle drei Funktionen zu: 1) «Comm[e] appareil hydrostatique, l'ampoule joue le rôle de flotteur intern[e] de vessie natatoire et, en se gonflant, permet à l'animal de se main[-]tenir en équilibre, quand son extrémité abdominale vient respirer [à] la surface de l'eau.«

2) Als Defensivorgan (durch Ausspritzen der Fäkalien, s. o.).

3) Als Receptaculum für die Excremente.

Portier geht bei seinen Betrachtungen über die Bedeutung d[er] larvalen Rectalampulle von der Beobachtung aus, daß die *Dytiscu[s]*-Larve das Innere von Insekten, die sie ergriffen, durch aus dem Mun[d] austretende Verdauungssäfte (vgl. Nagel 1896) völlig aufzulösen i[m]stande sei. Er schreibt: On est vivement frappé de la grande quanti[té] de liquide digestif qu'elle peut injecter à l'intérieur de ses proies, on se demande comment ce liquide peut être aussi rapidement sécré[té] par les glandes annexées au tube digestif (Verf. meint jedenfalls d[ie] Mitteldarmdivertikel). La constitution anatomique de l'intestin [et] son examen dans des conditions physiologiques variées permettent [de] s'expliquer facilement le phénomène signalé. Dans la partie term[i]nale de l'intestin grêle vient déboucher un énorme caecum qui [est] situé immédiatement sous la paroi dorsale du corps et qui reccu[e]

et masque tous les organes digestifs de la larve. Le liquide digestif s'accumule dans ce vaste réservoir en dehors des périodes de digestion; au moment de la capture de la proie, il est injecté dans l'intestin grêle et ensuite, vraisemblablement par le jeu de contractions antipéristaltiques, il passe dans la partie céphalique du tube digestif, et dans les canaux des crochets. Quand il a joué son rôle dans la proie, il est aspiré de nouveau avec les produits de digestions et immagasiné dans le caecum en attendant la capture d'une nouvelle proie.»

Mir scheint diese Hypothese sehr gewagt, mit Rücksicht auf den langen Weg (Fig. 2), den die Secrete vor und rückwärts zu durchlaufen hätten. Weit glaublicher dürfte noch sein, daß der Mitteldarm bei seiner bedeutenden Länge genügende Mengen von Secreten liefere, um allmählich den Körper des Opfers aufzulösen, in der Weise, daß abwechselnd Secrete ausgeschieden und verdaute Teile eingesaugt werden.

Nun habe ich ebenfalls bisweilen eine enorme Erweiterung der larvalen Rectalampulle beobachtet, aber unter Umständen, die auf ganz andre Erklärungsmöglichkeiten hinweisen.

Die ersten einschlägigen Beobachtungen wurden bereits in einer kurzen Mitteilung veröffentlicht. Wie schon dort ausgeführt, war im Anschluß an die larvalen Häutungen regelmäßig eine auffallende Dehnung der Rectalampulle in Länge und Weite und eine Verlagerung des Ampullenendes in den Kopf (Fig. 71 *C*) zu beobachten. Ich kann hinzufügen, daß das gleiche Verhalten auch die Ampullen der Larven zeigen, die vor kurzem das Ei verlassen haben.

Es gelang mir nun im Laufe des letzten Sommers (1910) unter dem Binocular am lebenden Objekt folgendes zu beobachten:

Hat eine Larve die alte Haut abgestreift, so beginnt sie sofort lebhaft Wasser einzupumpen, wie die Bewegungen des Pharynx leicht erkennen lassen. Infolge dessen schwillt zuerst der Mitteldarm gewaltig an und erfüllt augenscheinlich die ganze Leibeshöhle. Die Rectalampulle reicht anfangs nicht einmal bis in die vordersten Abdominalsegmente, dringt jedoch im Laufe etwa einer Stunde in den Thorax und schließlich bis in den Kopf vor und nimmt hierbei den Platz ein, den vorher der Mitteldarm ausfüllte. Dieser fällt seinerseits wieder zusammen und nimmt, am Boden der Leibeshöhle liegend, nur geringen Raum in Anspruch (Fig. 72 *Md*).

Besonders bei der ersten Häutung kann man unter dem Binocular die Bewegungen des vorrückenden Ampullenendes mit Leichtigkeit beobachten. Dieses bewegt sich, fortwährend zurückzuckend und seine

Weite ändernd, in der Leibeshöhle vorwärts. Besonders ehe es den richtigen Weg zum Durchpassieren unter dem Pharynx (Fig. 71) gefunden, sieht man es gleichsam suchend und hin- und hertastend vor

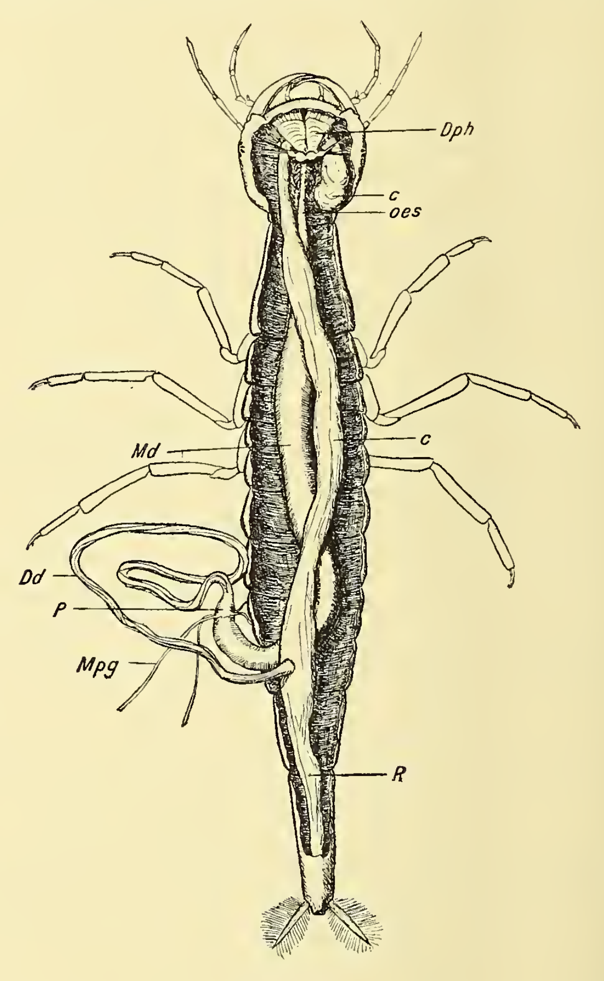


Fig. 71.
Darmkanal einer Larve bald nach der ersten Häutung. Präpariert wie Fig. 2. Vergr. 4 : 1.

und wieder zurückweichen. Es erinnert dabei lebhaft an die Bewegungen eines kriechenden Regenwurms.

Der Endzipfel der Ampulle bleibt während deren Vormarsc ziemlich schlank, im übrigen schwillt diese enorm an, den jungen Larve körper augenscheinlich von innen her ausdehnend (Fig. 72 C

Nachdem dann das Ampullenende vor den Schlundganglienсommissuren unter dem Pharynx durchpassiert — diesen Weg nahm es in weitaus den meisten Fällen — und sich wieder nach hinten wendend das Kopfende erreicht hat, schwillt auch der Zipfel der Ampulle bedeutend an (Fig. 71 *C*). Nun erst kommt diese zur Ruhe, abgesehen von fortwährenden minutiösen Zuckungen, die vor allem deutlich werden, nachdem die Larve Nahrung aufgenommen hat, und Kotballen in das Cöcumende hinabgeglitten sind und sich dort unter dem Einfluß jener Zuckungen bewegen.

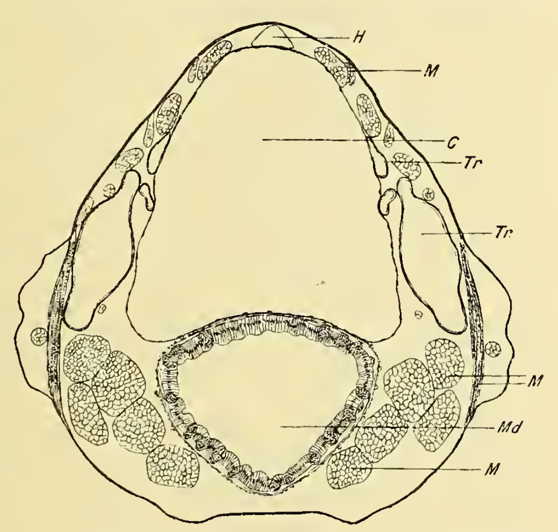


Fig. 72.
Erstes Abdominalsegment einer Larve nach der ersten Häutung. Querschnitt. Vergr. 30 : 1.

In diesem Zustand verharrt die Rectalampulle einen bis mehrere Tage. Dann entleert sie ihren Inhalt und kehrt zu der Länge und dem Umfange zurück, den sie nach der Häutung anfangs besaß, d. h. sie reicht mehr oder weniger weit in die vorderen Partien des Abdomens, wohl auch bis in die letzten Thoracalsegmente, je nach ihrem von der Nahrungsaufnahme der Larve abhängigen Füllungszustand.

Die geschilderte außergewöhnliche Länge und eigentümliche Lage der Ampulle ist also nur während einer kurzen, unmittelbar auf die Häutung folgenden Periode zu beobachten und zwar regelmäßig.

Fragt man nach den Ursachen der Erscheinung, so ist zuerst zu entscheiden, ob die Ampulle ihre Länge erreicht, weil sie aus irgendwelchen andern Ursachen außerordentlich stark gefüllt wird, oder ob ihre Verlängerung und Weitung selbst eine physiologische Bedeutung besitzt.

Um eine Auftreibung durch Excrete, die sich während des Häutungsprozesses angesammelt haben könnten, handelt es sich nicht; denn nach vollendeter Häutung ist, wie gesagt, die Rectalampulle anfangs durchaus nicht auffallend geweitet.

Die ziemlich spärlichen Beobachtungen, die ich im Vorjahre machte veranlaßten mich bereits zu einem Erklärungsversuche, dahin — »da die Schwellung des Cöcums die Dehnung der neuen noch weiche Larvenhaut zu bewirken habe und dadurch der frisch gehäuteten Larv zu der ihr nach der Häutung bestimmten Größe zu verhelfen, ähnlic wie der die Puppenhülle verlassende Schmetterling seine Flügel aus spannt, indem er Saft in deren Geäder preßt«.

Die neuen, oben geschilderten Beobachtungen, dürften diese Au fassung zum Teil bestätigen, wenngleich sie in einzelnen Punkten e gänzungsbedürftig ist.

Zuerst möchte ich auch hier noch einmal betonen, daß der Größe unterschied der Larven aufeinander folgender Stadien deshalb ein se erheblicher ist, weil die *Dytiscus*-Larve nur drei Larvenstadien durc macht. Da nun ihr Exoskelet verhältnismäßig fest ist — z. B. i Vergleich zu der weichen Haut fast aller andern Coleopterenlarven m Ausnahme der Elateren — eine erhebliche Dehnung der Körperdec während eines Larvenstadiums daher nicht eintreten kann, fällt d Größenzunahme hier mehr als bei andern Larven mit den Häutung zusammen.

Die plötzlich auftretende Volumzunahme erfordert eine gleic Zunahme des Körperinhalts. Da jene, wie gesagt, vor definiti Härtung der Körperdecke, damit aber auch vor neuer Nahrungsa nahme erfolgen muß, können die benötigten Inhaltsstoffe hier nic auf dem gewöhnlichen Wege, durch Assimilation, erarbeitet werd Statt dessen wird hier Wasser in den Darm aufgenommen, speziell, die übrigen Darmteile für die Verdauungstätigkeit frei bleiben müss in die Anhangstasche des Darms, in die Rectalampulle.

Die Weitung des Exoskeletts läßt sich vor allem in der Reg des »Halsringes« gut beobachten. Dieser ist kurz nach der Häut noch auffallend eng und weitet sich erheblich etwa zur Zeit, da Ampullenende in das erste Thoraxsegment eintritt. Ähnlich er der Kopf seine definitive Gestalt erst, nachdem die aufgepumpte Rec ampulle schon weit im Körper vorgerückt ist. Die den hinteren Kör teil auftreibende Ampulle preßt augenscheinlich die Leibeshöhlenflüs keit in den Kopf und bewirkt so indirekt dessen Weitung. Denn d tritt, ebenso wie die des Halsringes, ein, ehe das Ampullenende komplizierte letzte Strecke ihres Vormarsches durchmessen hat. Du dessen eigentümliche Lagerung im Kopf wird augenscheinlich die gl mäßigste Verteilung der Ampulle im Körper erreicht.

Sollte die angegebene Deutung des merkwürdigen Vorgangs

treffend sein, so mußte die Dauer des Verweilens der Ampulle in ihrem Streckungszustand von der Nahrungsaufnahme abhängig sein. Denn erst die dem Körper zugeführten neuen Inhaltsstoffe würden die angegebene Leistung der Rectalampulle entbehrlich machen.

In der Tat erzielte ich durch knappe Fütterung ein Verweilen des Ampullenendes im Kopf von bis zu 11 Tagen, während dieses bei sehr reichlicher Nahrungsaufnahme in manchen Fällen nach noch nicht 24 Stunden in seine ursprüngliche Lage zurückkehrte.

In Verbindung mit diesen Beobachtungen an der larvalen Rectalampulle glaube ich aus einigen Beobachtungen an der der Imago Schlüsse auf die Bedeutung dieses Organs des *Dytiscus* im allgemeinen ziehen zu dürfen. Läßt man einen Käfer lange Zeit, d. h. etwa 3 Wochen hungern, so ist von dem in der Regel sehr reichlich im Körper abgelagerten Fett nur wenig mehr vorhanden. Dagegen fand ich in diesem Fall die Rectalampulle stets prall gefüllt — die in Fig. 65 dargestellte ist einem solchen Objekt entnommen — während die Präparation gut genährter Käfer, soweit meine Beobachtungen reichen, eine völlig entleerte Ampulle ergibt (Fig. 1), da sie dessen Inhalt beim Ergreifen von sich spritzen.

Die Rectalampulle eines jungen Käfers, der der Puppenhöhle entnommen wurde, fand ich prall mit Luft gefüllt. An einem andern Objekt, das wegen eines Defektes an den Elytren wohl nicht ins Wasser zu gehen wagte, beobachtete ich, als ich ihn zum erstenmal ans Wasser setzte, daß er lebhaft Wasser aufnahm. Die Ampulle war danach prall mit Wasser gefüllt.

Aus den angegebenen Beobachtungen glaube ich schließen zu dürfen, daß die Rectalampulle als korrelatives Organ für den jeweiligen Füllungszustand der Leibeshöhle dient.

Das eigentümliche Verhalten der larvalen Ampulle bei der Häutung wäre dann nur ein besonders augenfälliger Sonderfall dieser Funktion.

Diese Erklärung ist, wie ich selbst zugeben muß, vorläufig rein hypothetisch. Größeren Wert könnte sie erst durch einschlägige Untersuchungen an andern Objekten, besonders Dytisciden, erhalten. Acilius, der nach Bordas die relativ voluminöseste Ampulle besitzt, dürfte sich hierzu gut eignen (s. auch den Nachtrag am Schlusse dieser Arbeit).

Die Malpighischen Gefäße.

Wie alle pentameren Coleopteren (Schindler), mit Ausnahme der Dermestiden (Möbusz), besitzt *Dytiscus marginalis* vier Malpighische

Gefäße. Sie münden, wie bereits weiter oben angedeutet, auf de[illegible] Grenze von Mittel- und Enddarm (Fig. 1, 2), aber bereits zwischen den Epithelzellen des letzteren, so daß sie als Anhangsorgane dieses, des dritten Darmabschnitts, zu betrachten sind.

Diese Region, die des hinteren Imaginalringes bzw. der Valvula pylorica, scheint bei den meisten Insekten die Gefäßmündungen aufzunehmen. So schreibt Berlese: «È certo che essi (die Gefäßmündungen) formano generalmente una sola corona appunto immediatament[illegible] al di sotto della valvola pilorica, cioè al confine tra il mesointestin[illegible] ed il postintestino.» Abweichend von dieser Regel hat z. B. Deegene[illegible] (1908) die Gefäßmündungen bei *Malacosoma castrensis* L. weiter anal[illegible] wärts gefunden (»der Excretionsapparat communiziert demnach mi[illegible] dem Darmlumen nicht an der Grenze zwischen Mittel und Enddarm[illegible] sondern von dieser um die Länge des Imaginalrings und des ganze[illegible] zweiten Enddarmabschnitts (des Pylorusabschnitts) getrennt«.

Gemäß dem Schindlerschen Satz: »Die Zahl der Malpighische[illegible] Gefäße ist umgekehrt proportional ihrer Länge«, sind die Gefäße bei *Dyti[illegible] cus* außerordentlich lang. Sie entspringen je zwei und zwei einand[illegible] etwas genähert (Fig. 1, Fig. 58) und steigen anfangs oralwärts in gerad[illegible] Richtung am hinteren Teil des Mitteldarms auf, um sich bald an diese[illegible] und, bei ihrem weiteren Verlauf, besonders an den Dünndarm anz[illegible] heften, dessen Schlingen sie dicht umwinden. Anfangs farblos, nehme[illegible] sie bald ein immer dunkler werdendes Braun an, das, wie man bei B[illegible] trachtung mit der Lupe erkennt, durch die immer zahlreicher werdend[illegible] dunkelbraunen Kügelchen hervorgerufen wird, die in etwa 1 cm En[illegible] fernung von der Gefäßmündung, zuerst spärlich, auftreten. D[illegible] farblose Anfangspartie zeichnet sich vor den folgenden auch dur[illegible] ihre geringere Dicke und ihre glatte Wandung aus, denn die hinter[illegible] Teile zeigen nicht nur zahlreiche unregelmäßige Krümmungen, sonde[illegible] auch zahlreiche Unebenheiten auf ihrer Außenseite.

Die Gefäße werden zum Teil durch ein feines Tracheennetz [illegible] unentwirrbaren Knäueln miteinander verbunden. Ihre blinden E[illegible] dungen liegen frei im Körper, heften sich also nicht wie bei manch[illegible] andern Insekten (z. B. *Chrysopa perla*) auch Coleopteren (*Anthren*[illegible] Larve), an die Darmwand an. Die Gefäße enden stumpf, wie abgeschn[illegible] ten, ohne auf ihrer Endstrecke irgendwelche Eigentümlichkeiten [illegible] zeigen.

Präpariert man einen mit Chloroformdämpfen betäubten Kä[illegible] auf, so kann man deutlich die regelmäßige pulsierende Weitung [illegible]

Kontraktion der Gefäße erkennen und braune Kügelchen mit ziemlicher Geschwindigkeit durch sie hindurcheilen sehen.

Derartige Bewegungserscheinungen wurden verschiedentlich beobachtet (Léger et Dubosq, 1899, Grandis, 1890). Veneziani schreibt darüber zusammenfassend: «Il trasporto del materiale fluido o solido al retto è devuto alla vis a tergo dei materiali neoformati oppure a contrazioni muscolari, talvolta vivaci e ritmiche.»

Der histologische Bau der Malpighischen Gefäße scheint bei allen Insekten weitgehende Übereinstimmung zu zeigen (Ausnahme z. B. *Chrysopa perla*, bei der nach Mc Dunnough ein Teil der Gefäße in Spinndrüsen umgewandelt ist). Auch *Dytiscus* zeigt hierin, abgesehen von einer Besonderheit der ersten Strecke, keine wesentlichen Abweichungen von dem gewöhnlichen Schema.

Außen umspannt das Gefäß eine elastische fibrilläre Tunica peritoneale (Fig. 73, 74 *per*), nach innen folgt eine homogene, ziem-

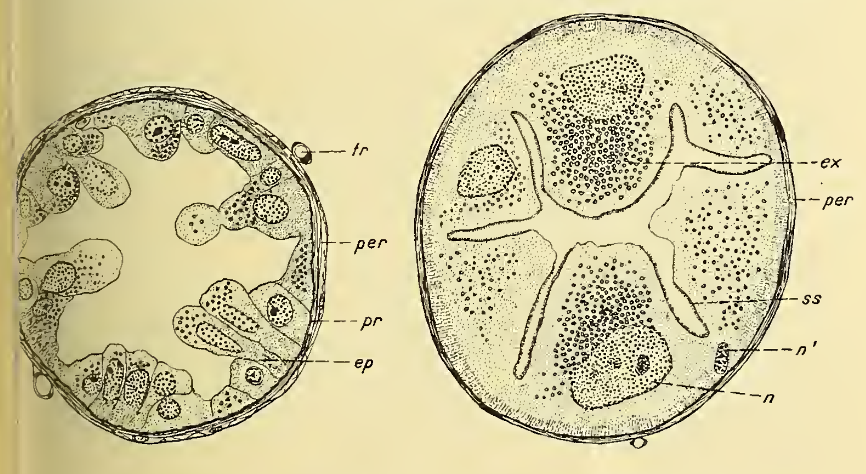


Fig. 73.
ALPIGHIsches Gefäß (proximale Partie). Querschnitt. Vergr. 408 : 1.

Fig. 74.
MALPIGHIsches Gefäß (distale Partie). Querschnitt. Vergr. 408 : 1.

ich kräftige Tunica propria (*pr*), die das Epithel trägt, das gegen las Gefäßlumen zu mit einem Stäbchensaum versehen ist.

1) Die Tunica peritoneale zeigt kleine, langgestreckte Kerne. uf einem Querschnitt durch ein Gefäß (Fig. 73 *per*) sieht man, daß ie feine Fibrillen besitzt, die rings um das Gefäß herumziehend jedenfalls ls die contractilen Elemente desselben anzusprechen sind. In dem roximalen Teil der Gefäße, der sich, wie gesagt, von dem folgenden in ıehrerer Hinsicht unterscheidet, ist die Tunica peritoneale erheblich

kräftiger als in diesem und setzt sich augenscheinlich aus zwei Schichten zusammen (Fig. 73), von denen die innere der oben dargestellten der distalen Teile entspricht, während die äußere Querschnitte feiner Längsfasern zu zeigen scheint, die jedoch nur unter den stärksten Immersionslinsen einigermaßen deutlich werden. Stärkere, quergestreifte Längsfasern, wie sie Léger und Duboscq bei Gryllen fanden, konnte ich nicht beobachten.

2) Die Tunica propria, die Basalmembran des Gefäßepithels ist ebenfalls in dem proximalen Teil der Gefäße am stärksten und ließ hier oft eine feine Fältelung erkennen (Fig. 73).

3) Das Epithel besteht auf der distalen Hauptstrecke der Gefäße aus sehr wenigen großen Zellen mit riesigen Kernen (Fig. 74 *n*). Zellgrenzen konnte ich auf meinen Schnittpräparaten nicht erkennen, doch wird bei Untersuchung überlebenden Materials die Selbständigkeit der einzelnen Zellen sichtbar. Ein Syncytium, wie es Léger und Hagenmüller für Tenebrio beschreiben (1899), liegt hier also wahrscheinlich nicht vor.

Die Gestalt der großen Kerne ist ziemlich unregelmäßig, im allgemeinen oval. Kernverzweigungen, wie bei Lepidopteren (Kati Samson), kommen nicht vor. Das Chromatin verteilt sich ziemlich regelmäßig in gleichmäßig großen Körnchen (Fig. 74). Gewöhnlich trägt der Kern ein bis zwei tiefer blau gefärbter (Hämatoxylin) Nucleolen.

Das Zellplasma läßt an der distalen Basis der Zellen eine feine radiäre Streifung erkennen (Fig. 74), die Veneziani zusammen mit dem hier sehr feinen und niedrigen Stäbchensaum, der die proximale Oberfläche der Zellen bedeckt (Fig. 74) mit der Funktion der Gefäße in Zusammenhang bringt, auf die ich am Schluß dieses Abschnitts eingehen werde.

Das Plasma erfüllen, besonders in der Nachbarschaft des Kerns, oft große Mengen stark lichtbrechender gelblicher Körnchen (Fig. 73, 74), wie sie in den Malpighischen Gefäßen der Insekten allgemein beobachtet werden. Sie liegen stets proximal vom Kern und infolge ihrer starken Erfüllung mit Inhaltskörpern buchten sich die Epithelzellen weit ins Lumen vor (Fig. 74). Sie lösen sich schließlich mitsamt dem sie umgebenden Plasma von der Zelle los und fallen in das Lumen des Gefäßes. Ich konnte alle Stadien dieses Prozesses auf meinen Schnitten beobachten und die im Lumen treibenden braunen Kügelchen, die weiter oben erwähnt wurden, ergeben sich bei genauerer Prüfung ebenfalls als Ballen derartiger Körnchen.

Neben den großen Epithelzellen der Gefäße findet man viel kleinere (Fig. 74 *n'*), die auch bei andern Insekten beobachtet wurden. Berlese bezeichnet sie als «elementi di rinuovo». Ihr Ursprung sei jedoch dunkel, da «mai si vede apparenza di divisione diretta ed indiretta nei nuclei delle cellule maggiori».

Nun liegt aus dem Jahre 1889 eine Arbeit von Platner vor, in der er Beobachtungen über amitotische Zellteilungen in den Malpighischen Gefäßen von *Dytiscus* ausführlich beschreibt; doch dürfte die Lösung dieser Frage eine eingehendere Untersuchung verlangen, als sie hier beabsichtigt war.

Die Darstellung des Epithels der Malpighischen Gefäße bezog sich bisher nur auf deren distale Hauptpartie. Der proximale Teil — bis zu etwa 1 cm von der Mündung — zeigt Verhältnisse, die von den oben dargestellten sowie von für andre Insekten beschriebenen in einem Punkte erheblich abweicht, in der Zahl der Epithelzellen bzw. deren relativer Größe. Für diese gibt Veneziani allgemein an, daß sie von der Basis gegen das Ende der Gefäße abnehme, doch beträgt die größte hier angegegebene Zahl für einen Querschnitt durch ein Gefäß nur 6—8 (*Locusta*). Bei *Dytiscus* konnte ich dagegen in dem proximalen Gefäßteil 20—30 entsprechend kleine Zellen auf einem Querschnitt zählen (Fig. 73 *ep*), die abgesehen von ihrer geringeren Größe mit denen der distalen Partien übereinstimmten, so daß an der Zugehörigkeit dieser Partie zu den eigentlichen Gefäßen wohl nicht zu zweifeln ist.

Die Gefäße münden direkt in den Darm, d. h. ohne besonderen Ausführungsgang, je zwei und zwei einander etwas genähert. Sie bohren sich gleichsam (Fig. 58 *Mpg*) durch das Epithel der Valvula pylorica hindurch, wenigstens Epithel und Tunica propria, während die Tunica peritoneale sich von außen mit der Darmwand verbindet. Ob sie hierbei, wie das Mc Dunnough bei *Chrysopa perla* annimmt »einerseits in die Längsmuskulatur des Dünndarms übergeht, in dem sie sich in zahlreiche Fasern spaltet, die am Darm entlang ziehen, anderseits mit den schwachen Längsmuskeln des Mitteldarms in Verbindung tritt«, vermochte ich nicht sicher zu entscheiden.

Die stark entwickelte Tunica peritoneale der der Mündung zunächst gelegenen Partie ermöglicht vielleicht zeitweisen Verschluß derselben und reguliert die Entleerung der Gefäße.

Die sich zwischen die Lappen der Valvula durchschiebende feine Mündungsröhre ist offen (Fig. 58), doch ist ihr Lumen so eng, daß auf Querschnitten das Lumen des ganzen, stets etwas oralwärts gebogenen Röhrchens nie ganz getroffen wird.

Die Malpighischen Gefäße der Larve gleichen im wesentlichen denen der Imago, auch hinsichtlich der angegebenen Differenzierung eines proximalen Teiles. —

Die Malpighischen Gefäße der Insekten werden von der Mehrzahl der Autoren als Excretionsorgane angesprochen. Zu der zeitweise häufiger vertretenen Ansicht, daß sie auch resorptive Eigenschaften besäßen, bekannten sich noch Möbusz (1897) und Sandor Gorka (1901). Die ältere Literatur über diesen Gegenstand findet man in der bekannten Schindlerschen Arbeit zusammengefaßt. In neuerer Zeit haben die Malpighischen Gefäße eine zusammenfassende Bearbeitung von Veneziani (1909) erfahren.

Veneziani kommt bezüglich ihrer morphologischen und physiologischen Bedeutung zu folgendem Schluß: »Negli Arthropodi tracheati l'intestino ha assunto le funzione del rene. I Tubi malpighiani non sono infatti che diverticoli intestinali che si sono mirabilmente adattati a questo officio.»

Über den Mechanismus ihrer Funktion äußert er sich wie folgt: «Hanno funzione assorbimente nella superficie distale ed espellente nella prossimale, pero in un caso e nell' altro con identica struttura quella cioè di una trama fibrillare di citoplasma (s. o. und Fig. 74) con filamenti ordinati perpendicolarmente alle superficie della cellula tra i quali filamenti rimangono compresi gli spari in cui si raccoglie la sostanza assunta o quella da espellarsi o comunque il contenuto figurato delle cellule escretive.»

Die gelben Körnchen, die in den Epithelzellen sich anhäufen, sind demnach als Excrete aufzufassen. Da ich sie bei Larven nur äußerst selten bemerkte, scheint der intimere Vorgang der Excretion bei diesen ein andrer zu sein, vielleicht unter dem Einfluß ihres viel lebhafteren Stoffwechsels.

Marburg, im November 1910.

Nachtrag.

Nachträglich habe ich noch auf eine Arbeit Deegeners hinzuweisen, von der ich erst nach Abschluß der vorliegenden Kenntnis erhielt: »Beiträge zur Kenntnis der Darmsecretion. II. *Macrodytes* (*Dytiscus*) *circumcinctus* Ahr. (In: Arch. f. Naturgesch. LXXVI. 1910).

Dieselbe bildet eine willkommene Ergänzung zu der vorliegenden, da sie sich eingehend mit den Secretionsvorgängen im Mitteldarm,

allerdings nur der Imago, befaßt, die hier aus oben (S. 242) angegebenen Gründen vernachläßigt wurden.

Da die in vorliegender Arbeit geäußerten Auffassungen der mit der Secretion zusammenhängenden Erscheinungen, soweit auf dieselben eingegangen wurde, mit denen Deegeners im wesentlichen übereinstimmen, so sei hier nur auf die Ausführungen in genannter Arbeit hingewiesen.

Auch die Deutung der Funktion des Kropfes wurde bereits in dieser Arbeit im Sinne der von Deegener (S. 29—30) vertretenen Auffassung gegeben. — Daß im Kropfe bereits eine Vorverdauung durch aus dem Mitteldarm übertretende Secrete stattfinde, ist sehr wahrscheinlich, doch muß ich an der Meinung festhalten, daß dem Kaumagen eine wesentliche Bedeutung für die Zerkleinerung der Nahrung zukomme. Seine Gestalt weist allzu deutlich darauf hin.

Den Ausführungen Deegeners über die mutmaßliche Bedeutung des Cöcums kann ich mich dagegen nicht anschließen (a. a. O. S. 30, 31).

Ein direkter Einfluß des Cöcuminhaltes auf das Gewicht des Käfers ist, wenn der Käfer sich im Wasser befindet, meines Erachtens nicht möglich, da die Faekalien nicht wesentlich schwerer sein dürften als das umgebende Medium, — der Cöcuminhalt sogar in der Regel fast nur in Wasser besteht.

Will man von der möglichen Wirkung des Cöcums als »statisches Organ« eine Vorstellung gewinnen, so muß man, meine ich, davon ausgehen, daß der im Wasser befindliche Käfer ein nur in geringem Maße veränderliches Volumen besitzt, welches bestimmt wird durch die durch die Elytren einerseits, das Bauchskelet anderseits gegebenen Grenzen. Dann ist klar, daß das Gewicht in einem gewissen und zwar umgekehrten Verhältnis steht zu der Größe des zwischen den Elytren und der weichen abdominalen Rückendecke befindlichen lufterfüllten Raumes.

Die Größe dieses Raumes aber hängt jedenfalls hauptsächlich von dem Füllungszustande des Abdomens ab — ist letzteres angeschwollen, so ist der Luftraum klein, der Käfer relativ schwer, und umgekehrt. —

Von den das Abdomen füllenden Bestandteilen sind nun der Fettkörper, der Kropf und das Cöcum den größten Veränderungen unterworfen. Die Fettmenge hängt von dem allgemeinen, die Größe des Kropfes von dem momentanen Ernährungszustand ab. Das Volumen des Cöcums kann mehr oder weniger von dem Käfer reguliert werden, der es durch Wasseraufnahme füllen (s. o. S. 277) und beliebig entleeren kann: Das Cöcum — die Rectalampulle — ist das Organ für

die Regulierung des Füllungszustandes des Abdomens und damit indirekt des specifischen Gewichtes des Käfers, da jener bestimmend ist für die Menge der vom Käfer unter den Elytren mitgeführten Luftmenge.

Insofern dient die Rectalampulle als statisches Organ. Ihre primäre Bedeutung ist eben die »eines korrelativen Organes für den jeweiligen Füllungszustand der Leibeshöhle« (s. o. S. 277).

Sowohl zahlreiche eigne wie die von Deegener a. a. O. S. 30 mitgeteilten Beobachtungen scheinen mir diese Auffassung zu bestätigen.

Marburg, 2. Mai 1911.

Für die stete, gütige Förderung meiner Arbeit fühle ich mich Herrn Prof. Dr. Korschelt zu aufrichtigem Danke verpflichtet. Auch Herrn Prof. Dr. Meisenheimer und Herrn Dr. Tönniges habe ich für manchen guten Rat zu danken.

Verzeichnis der benutzten Literatur.

A. Bauer, Die Muskulatur von Dytiscus marginalis. Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers. Diese Zeitschr. Bd. XCV. 1910.

A. Berlese, Gli insetti. Volume primo. Milano 1909.

W. Biedermann, Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. In Arch. Phys. Pflüger. Bd. LXXII. 1898.

— Geformte Secrete. In: Zeit. Allg. Phys. Jena. Bd. II. 1903.

— Die Ernährung der Insekten. In: Handbuch der vergleichenden Physiologi von Hans Winterstein. Jena 1910.

G. Bizzozero, Über die schlauchförmigen Drüsen des Magendarmkanals un die Beziehungen ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleim haut. In: Arch. Mikr. Anat. Bd. XLII. 1893.

L. Bordas, L'appareil digestif des Orthoptères. In: Ann. d. Scienc. Nat. Zo Ser. VIII. T. V. 1898.

— Morphologie de l'appareil digestif des Dytiscides. In: C. R. Acad. Sc. Tome CXXXII. Paris 1901.

— Sur l'appareil digestif de quelques Lépidoptères. C. R. Soc. Biol. T. LIV. 19

— Le tube digestif de la nymphe de Acherontia atropos. Ibid.

— L'appareil digestif des larves d'Arctiidae. Ibid. T. LVI. 1904.

— Anatomie et structure histologique du tube digestif de l'Hydrophilus piceus et l'Hydrous caraboides L. Ibid.

— L'ampoule rectale des Dytiscides. Ibid. T. LXI. 1906.

L. Bruntz, Contribution à l'étude de l'exrétion chez les Arthropodes. Ar Biol. T. XX. 1904.

E. Burgess, The structure of the mouth in the larva of Dytiscus. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. XXI. 1882.

H. Burmeister, Handbuch der Entomologie. Berlin 1832.

P. Deegener, Entwicklung der Mundwerkzeuge und des Darmkanals von Hydrophilus. Diese Zeitschr. Bd. LXVIII. 1900.

— Entwicklung des Darmkanals der Insekten während der Metamorphose. 1. Cybister Roeseli. Zool. Jahrb. Bd. XX. 1904.

— 2. Malacosoma castrensis. Ibid. Bd. XXIV. 1908.

I. Mc Dunnough, Über den Bau des Darms und seiner Anhänge von Chrysopa perla L. Arch. f. Naturgesch. 1909. 75. Jahrg. Bd. I.

V. Faussek, Beiträge zur Histologie des Darmkanals der Insekten. Zool. Anz. Bd. X. 1887.

J. Frenzel, Über Bau und Tätigkeit des Verdauungskanals der Larve von Tenebrio molitor mit Berücksichtigung andrer Arthropoden. 1882. Inaug. Dissert. Göttingen.

— Einiges über den Mitteldarm der Insekten sowie über Epithelregeneration. Arch. Mikr. Anat. Bd. XXVI. 1885.

G. Gadd, Über den Bau des Darmkanals bei den Larven von Aphrophora spumaria L. In: Trav. Soc. Nat. St. Pétersbourg. Vol. XXX. 1899—1902.

A. van Gehuchten, Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la Ptychoptera contaminata. I. Part. Étude du revêtement épithéliale et recherches sur la sécrétion. La Cellule. 1890.

S. Gorka, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Verdauungsapparates der Coleopteren. Allg. Zeit. Ent. Bd. VI. 1901.

N. Holmgren, Über das Verhalten des Chitins und Epithels zu den unterligenden Gewebearten der Insekten. Anat. Anz. Bd. XX. 1902.

— Monographische Beschreibung einer schalentragenden Mycetophilidenlarve. Diese Zeitschr. Bd. LXXXVIII. 1907.

H. J. Kolbe, Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1893.

E. Krüger, Beiträge zur Anatomie und Biologie des Claviger testaceus Preyssl. Diese Zeitschr. Bd. XCV. 1910.

L. Léger et O. Duboscq, Sur la régeneration épithéliale dans l'intestin moyen de quelques arthropodes. Arch. Zool. expér. Ser. III. T. X. 1902.

— Sur les tubes de Malpighi des Grillons. C. R. Soc. Biol. 1899.

L. Léger et Hagenmüller, Sur la structure des tubes du Malpighi de quelques Coléoptères ténébrionides. Ibid.

Fr. Meinert, Om Mundens bygning hos larverne af Myrmeleontiderne, Hemerobierne og Dytiscerne. Vid. Meddel. naturhist. Foren. Kjöbenhaven 1879—80.

— Noget mere om Spiracula cribaria og Os clausum. Ibid. 1883.

P. Mingazzini, Richerche sul canale digerente delle larve dei Lamellicorni fitofagi. Mitt. Zool. Stat. Neapel. 1889—91.

— Richerche sul canale digerente dei Lamellicorni fitofagi (Insetti perfetti). Ibid.

A. Möbusz, Über den Darmkanal der Anthrenuslarve nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration. Inaug. Diss. Berlin 1897.

W. A. Nagel, Über eiweißverdauenden Speichel der Insektenlarven. Biol. Centralblatt. Bd. XVI. 1896.

A. Petrunkewitsch, Die Verdauungsorgane von Periplaneta orientalis und Blatta germanica. Zool. Jahrb. Anatom. Abt. 1900.

G. Platner, Beiträge der Kenntnis der Zelle und ihrer Teilungserscheinungen. Arch. mikr. Anat. 1889.

P. Portier, Recherches physiologiques sur les insectes aquatiques. C. R. Soc. Biol. T. LXVI, 1. 1909.

C. Rengel, Über die Veränderungen des Darmepithels bei Tenebrio molitor, während der Metamorphose. Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1896.

— Über die periodische Abstoßung und Neubildung des gesamten Mitteldarmepithels bei Hydrophilus, Hydrous und Hydrobius. Ibid. 1898.

L. Russ, Entwicklung des Darmkanals bei den Trichopteren. Zool. Jahrb. Bd. XXV. Anatom. Abt. 1908.

K. Samson, Über das Verhalten der Vasa Malpighii und die excretorische Funktion der Fettzellen während der Metamorphose von Heterogenea limacodes Hufn. Zool. Jahrb. Bd. XXVI. 1908.

F. Schimmer, Beitrag zu einer Monographie der Gryllodeengattung Myrmecophila Latr. Diese Zeitschr. Bd. XCIII. 1909.

E. Schindler, Beiträge zur Kenntnis der Malpighischen Gefäße der Insekten. Ibid. Bd. XXX. 1878.

A. Schneider, Über den Darm der Arthropoden, besonders der Insekten. Zool. Anz. 1887.

E. Snethlage, Über die Frage vom Muskelansatz und der Herkunft der Muskulatur bei den Arthropoden. Zool. Jahrb. Morph. Abt. Bd. XXI. 1905.

R. H. Stamm, Über die Muskelinsertionen an das Chitin der Arthropoden. Anat. Anz. Bd. XXXIV. 1909.

J. H. Straus-Dürkheim, Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés auxquelles on a joint l'anatomie descriptive du Melolontha vulgaris Hanneton. 1828.

A. Veneziani, Valore morphologico e fisiologico dei tubi Malpighiani. Redia Firenze. Vol. II. 1905.

E. Verson, Zur Entwicklung des Verdauungskanals bei Bombyx mori. Diese Zeitschr. Bd. LXXXII. 1905.

A. Weissmann, Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen au Musca vomitoria und Sarcophaga carnaria. Ibid. XIV. 1864.

W. Wege, Über die Insertionsweise der Arthropodenmuskeln nach Beobachtungen an Asellus aquaticus. Zool. Anz. Bd. XXXV. 1909.

Erklärung der Abkürzungen.

a, Anus;
abz, abortierte Zellen;
adr, Analdrüsen;
as, Analsegment;
bm, Basalmembran;
C, Cöcum;
cl, Clypeus;
cph, Musculi compressores pharyngis;
ct, Cuticula;
Dd, Dünndarm;
dph, Musculi dilatatores pharyngis;
i—e, interni — externi;

dr, Musculi dilatatores recti;
emd, Musculus extensor mandibulae;
ep, Epithel;
eph, Epipharynx;
epi, junge Epithelzelle;
ex, Excrete;
fmd, Musculus flexor mandibulae;
gal, Gaumenleiste;
gen, zum Genitalapparat gehörend;
gfr, Ganglion frontale;
gi, Ganglion infraoesophageum;
gl, glossa;
go, Ganglion opticum;
gr, Grenze der Darmabschnitte;
gs, Ganglion supraoesophageum;
gwk, Gaumenwinkel;
H, Herz;
hgw, hinterer Gaumenwulst;
hp, Hypodermis;
hph, Hypopharynx;
i, Intima;
ingl, Kropf;
il, gelbe Innenlamelle der Intima;
Kb, Kolben;
kr, Crypte;
krt, Kropftaille;
krw, Kropfwand;
la, Labium;
labr, Labrum;
lam, lamellöse Schicht der Intima;
ldpha, Musculus longitudinalis pharyngis anterioris;
ldphp, Musculus longitudinalis pharyngis posterioris;
lla, Musculus levator labii;
lm, Längsmuskeln;
lvphp, Musculus longitudinalis ventralis pharyngis posterioris;
M, Muskulatur;
Md, Mitteldarm;
md, Mandibel;
mdr, Mandibelröhre;
mdz, Mitteldarmzotten;
mh, Mundhöhle;
mit, mitotische Zellteilungen;
Mpg, Malpighische Gefäße;
ms, Meißel;
mx, Maxille;
n, Kern;
ng, Nervus stomatogastricus;
noe, Quercommissur;
oes, Oesophagus;
oest, Oesophagusstiel;
p, Pylorus;
ph, Pharynx;
a—p, anterior — posterior;
phtr, Musculus pharyngis transversalis;
per, Tunica peritoneale;
pr, Tunica propria;
pro, Mundhöhlenfortsatz;
qf, Querfalte;
R, Rectum;
Ra, Rectalampulle;
rm, Ringmuskeln;
ro, Öffnung der Mandibularröhre;
sb, Schlundbügel;
sk, Sinneskolben;
sl, Schließleiste;
so, Sinnesorgane;
ss, Stäbchensaum;
st, Sternalwand;
stl, Stützlamelle;
t, Tentorium;
tf, Tertiärfalte;
tg, Tergit;
tpa, Musculus tentorio pharyngealis anterior;
tpp, Musculus tentorio pharyngealis posterior;
tr, Trachee;
vac, Vacuole;
vc, Valvula cardiaca;
Vd, Vorderdarm;
ventr, Kaumagen;
vp, Valvula pylorica;
zs, Zwischenschicht.

Beiträge zur Histologie des Auges von Pteropus.

Von

Gustav Fritsch

(Berlin).

Mit Tafel XIII.

Auf meiner letzten 1904—05 unternommenen Weltreise zur Beschaffung von Untersuchungsmaterial des menschlichen Auges kam mir in Sumatra ein Exemplar eines dort sehr häufigen *Pteropus* in die Hände, dessen Augen als Vergleichsmaterial konserviert wurden. Nach der Meinung von MATSCHIE berechtigen die Größenverhältnisse des Tieres sowie die Kopfbildung zu der Annahme, daß es sich dabei um die auf dem benachbarten Festlande häufige Art: *Pteropus* (Spectrum) *condorensis* Ptrs. handelt. An den nach meiner Rückkehr in Berlin angefertigten Präparaten entdeckte ich zu meinem Erstaunen, daß die Chorioidea lange Fortsätze in die mittleren Retinaschichten hineinschickt, ein Verhältnis, welches bisher unbekannt war. Ich demonstrierte die Präparate meinen Schülern in den Vorlesungen, indem ich mir eine genauere Beschreibung für einen späteren geeigneten Zeitpunkt vorbehielt.

Seitdem hat WALTHER KOLMER in Wien, gänzlich unabhängig von mir, die Augen von *Pteropus medius* untersucht und die überraschenden Resultate zunächst in einer vorläufigen Mitteilung im Centralblatt für Physiologie[1] veröffentlicht und neuerdings in einem Aufsatz: Zur Kenntnis des Auges der Macrochiropteren[2], genauer beschrieben und abgebildet. Steht dem Autor somit in betreff des Zeitpunktes der Veröffentlichung unbestritten die Priorität zu, so halte ich mich, als nachweisbar gänzlich unabhängig von ihm untersuchend, doch berechtigt meine Befunde auch selbständig zu veröffentlichen, nachdem ich ihm absichtlich alle Muße gelassen hatte, um seine Tatsachen genauer festzulegen.

---

[1] Centralblatt für Physiologie. Bd. XXIII. Nr. 6.

[2] Diese Zeitschr. Bd. XCVII. Hft. 1. 1910.

Ich bin zu einer eignen Veröffentlichung um so mehr dringend veranlaßt, als meine Befunde in den wichtigsten Punkten stark von denen Kolmers abweichen und daher eine Nachprüfung durchaus notwendig erscheint.

Das Exemplar des *Pteropus* von dem die hier beschriebenen Augen stammten, hatte die in Sumatra gewöhnliche Größe bei einer Flügelspannung von etwa 50—60 cm, es lag keine Veranlassung vor, ihn als juvenil anzusprechen, wie auch vor einer Reihe von Jahren im Berliner Aquarium gleichzeitig einige 20 dieser Tiere waren, alle etwa von derselben Größe untereinander und mit dem in Frage stehenden Exemplar. Hier ergibt sich die erste wesentliche Abweichung meiner Befunde von denen Kolmers, indem die Augen der von ihm beschriebenen beiden *Pteropus* einen Durchmesser von 12 und 13 mm, die mir zur Verfügung standen, nur 5 mm Durchmesser zeigten. Leider hat er nicht angegeben, woher seine fliegenden Hunde stammten, und es wird dadurch die Entscheidung erschwert, in wie weit Verschiedenheit des Untersuchungsmaterials in Frage kommt[1].

Grundverschieden war dann aber die Behandlungsweise, welche bei mir in der vielfach bewährten Salpetersäure + doppelt-chromsaures Kali bestand, wie ich sie auch für die menschlichen Augen mit Vorliebe anwandte. Kolmer konservierte auf mehrfache Weise, leider vermisse ich auch darüber eine Angabe, welche Behandlung die von ihm abgebildeten Präparate erfuhren. Mit einem geheimen Grauen las ich die Angabe, daß der eine Bulbus zunächst mit Osmiumdämpfen und dann mit 2%iger Osmiumsäure (!) behandelt wurde, um dann in 4%iges Formalin gebracht zu werden.

Bei der Behandlung mit 2%iger Osmiumsäure wird nach meinen Erfahrungen alles schwarz, was irgendeine Neigung hat sich mit Osmium zu verbinden; in meinem Institut wurde rein oder in den Mischungen bei der Augenkonservierung Osmium nicht stärker als $^1/_8$% verwendet, also eine 16fache Verdünnung der von Kolmer angewendeten Lösung; der andere Bulbus wurde von ihm mit anerkennenswerter Vorsicht in einer injizierten Mischung von Caliumbichromat-Formol-

[1] Wie mir Prof. Matschie mitteilt, ist die Schwierigkeit der wissenschaftlichen Bezeichnung der Art bei *Pteropus* immer noch sehr groß, da jede der dortigen Inseln eine abweichende Form des Tieres aufweist, die mit besonderem Namen belegt wird. Auf Sumatra selbst werden zwei Formen unterschieden, im Nordosten, wo mein Exemplar herstammt, *Pt. malaccensis* und im Süden der Insel *Pt. vampyrus* L. Beide Formen sind erheblich größer als die hier beschriebene *Pteropus* (Spectrum) *condorensis* Ptrs., sie kommen daher wohl nicht in Betracht. Verf.

eisessig erhärtet, eine Methode, welche mir sehr aussichtsvoll und empfehlenswert erscheint.

Auf diese Abweichungen der Vorbehandlung mußte hier hingewiesen werden, weil dieselben zur Erklärung des abweichenden Befundes vielleicht in Frage kommen. Die weitere Nachbehandlung kann solche Unterschiede nicht ergeben, da wir beide Celloidindurchtränkung und verwandte Färbemethoden in Anwendung gebracht haben.

Querschnitte der Augenhäute.

Die Erscheinung auf welche Kolmer bei der Beschreibung seiner Querschnitte der Augenhäute des *Pteropus* den meisten Wert legte: die Verlängerung von kegelförmigen, regelmäßig gebildeten Fortsätzen der Chorioidea, welche dicht aneinander gedrängt stehen, existiert in meinen Präparaten nicht, und es fallen damit für mich alle die sinnreichen physiologischen Erörterungen, welche sich auf die regelmäßige Gestaltung dieser Kegel stützten.

Die Annahme liegt nahe, daß diese Grundverschiedenheit unsrer Beobachtungen auf Verschiedenheit des Untersuchungsmaterials zurückzuführen ist, aber es lassen sich schwerwiegende Gründe dafür anführen, daß diese Erklärung jedenfalls nicht ausreichend ist. Vermutlich stammen die Präparate, welche die regelmäßigen Pigmentkegel zeigen (Fig. 4, 5 und 7 der Kolmerschen Tafel) von dem grau samer Weise mit 2%iger Osmiumsäure behandelten Material.

In sämtlichen von mir hergestellten und untersuchten Schnitten des Bulbus verlängert sich die Chorioidea in fingerförmige, spindelförmige oder selbst kolbige Fortsätze, welche die pigmentierten Bindegewebszellen der mittleren Aderhaut zeigen, sie sind 80 μ im Durchschnitt lang bei einer wechselnden Dicke von 15—20 μ.

In dem Gewebe bemerkt man Gefäße von fast capillarem Charakter, welche meist den geschlängelten Verlauf zeigen, wie er auch im Pecten des Vogelauges auftritt[1]; zuweilen allerdings findet sich auch, wie Kolmer es als Regel annimmt, ein gerade gestrecktes, centrales Gefäß, welches vom arteriellen System ausgeht.

Wie Kolmer zutreffend beschreibt, setzt sich dies Gefäß, die äußeren Netzhautschichten durchbrechend, bis tief hinein in die Netzhaut fort und läßt sich gelegentlich bis zur inneren plexiformen Schicht verfolgen; hier soll es dem Autor zufolge regelmäßig in einer Capillarschlinge umbiegen und nach außen in venöse Gefäße der Chorioidea übergehen. Solche regelmäßig angeordnete Capillarschlingen konn-

[1] Vgl. Taf. XIII, Fig. 2 bei *Ch.*

ich nicht feststellen, doch möchte ich im Hinblick auf die größere Zartheit meines Materials ihr Vorkommen nicht direkt bestreiten; ebensowenig aber auch das vereinzelte Vorkommen schwach ausgebildeter Gefäße in der Ganglienzellenschicht ausschließen; hier könnte wohl nur die Capillarinjection den genügenden Aufschluß geben.

Das weitere Bedenken gegen KOLMERS Pigmentkegel ist dadurch begründet, daß seine eigne Figur 2, soweit es die geringe Vergrößerung erkennen läßt, gar keine Pigmentkegel zeigt, sondern Anordnungen der Chorioidalfortsätze, welche mit den hier auf Taf. XIII photographisch abgebildeten, recht gut übereinstimmen. Warum KOLMER an dieser Differenz seiner Befunde nicht selbst Anstoß genommen hat, entzieht sich meiner Kenntnis; ich kann auch nur vermutungsweise aussprechen, daß das Auge, von dem Fig. 2 stammt, mit Chromkali-Formolmischung ohne Osmiumsäure konserviert war.

Meine sämtlichen Präparate, von denen zwei wiedergegeben wurden, zeigen ein einheitliches Bild fingerförmiger Fortsätze und keine Kegel.

Das schwerwiegendste und zugleich wichtigste Bedenken gegen die von mir beanstandete Darstellung liegt aber darin, daß die schwarz angestrichenen Kegel den ganzen Raum zwischen der Chorioidea und der Stäbchenzapfenschicht einnehmen; es fehlt also eine regelmäßig vorkommende, breite Schicht (*P* der Figuren), welche nur in die KOLMERschen Kegel eingeschmolzen sein kann. Diese Schicht erscheint mir ebenso auffallend als die fingerförmigen Fortsätze der Chorioidea. Man hat an der Stelle, wo sie sich befindet, offenbar das Retinapigment zu erwarten, vermißt aber die bekannte Ausbildung eines solchen durchaus. Es bleibt also nur die Annahme übrig, daß sich die Zellen des Pigmentepithels unter erheblicher Wucherung in die bezeichnete Schicht umgewandelt haben, in welcher bei meinen Präparaten keinerlei Pigment nachweisbar ist.

Die Untersuchung der histologischen Elemente ist hier recht schwierig; wo dieselben durch die Messerführung gelockert wurden, erkennt man blasige Zellen, mehr oder weniger erfüllt mit ziemlich stark lichtbrechenden Granulis, die ich mit den an gleicher Stelle von KOLMER als »Aleuronidkörner« beschriebenen Einlagerungen identifizieren möchte. Seiner Auffassung von den Pigmentkegeln entsprechend, als zur Chorioidea gehörig findet er Reste der auch von ihm als meist nicht pigmenthaltig beschriebenen Retinapigmentschicht nur auf der Oberflächenbekleidung der Kegel, auf denen von ihm auch eine Choriocapillaris beschrieben und abgebildet wird.

Gehört die Schicht *P*, wie es zweifellos nachweisbar ist, nicht zur Chorioidea, so kann man an ihrer inneren Oberfläche auch keine Choriocapillaris haben; wird sie dagegen geschwärzt, so ergibt sie mit den fingerförmigen Chorioidalfortsätzen zusammen die Pigmentkegel Kolmers.

Seine Fig. 5 (Taf. III) spricht nach der Art der Ausführung nicht für diese Erklärung, doch weiß ich keine andre Lösung der auffallenden Differenz unsrer Beobachtungen. Die übrigen Teile der Bulbus hat Kolmer am angeführten Orte eingehend behandelt, und kann ich seine Angaben größtenteils bestätigen.

Die Stäbchenzapfenschicht zeigt ein einheitliches Element, welches vom genannten Autor genau beschrieben und als »Stäbchen« bezeichnet wurde. Ich schließe mich ihm darin vollkommen an, indem ich darauf hinweise, daß die Angabe auch mit andern auf die nächtlichen Säugetiere bezüglichen, wie sie schon Max Schultze[1] aufgestell hat, gut im Einklang steht. Letzterer beschrieb aber nicht allein di Stäbchenzapfenschicht der Fledermäuse als nur aus Stäbchen gebildet sondern auch andrer, nicht nächtlicher Tiere, wie des Meerschweinchens im Querschnitt solcher Elemente beim Meerschweinchen bildet er eine dunklen Punkt des Centrums »von rätselhafter Bedeutung« ab. Warum er dabei nicht an einen Querschnitt des mehrfach, z. B. von W. Krause beschriebenen Axenfadens der Stäbcheninnenglieder gedacht hat, is unerfindlich.

Ich glaube auf diesen Punkt hinweisen zu sollen, weil Kolme in vielleicht übertriebener Vorsicht auf ein von ihm beobachtetes, ge legentlich zwischen den Stäbchen erscheinendes Element mit eine dunklen Strich in der Achse hingewiesen hat, welches möglicher Wei nach seiner Auffassung unvollkommen entwickelte Zapfen sein könnte nach dem soeben Angeführten würde die Beobachtung eines Achse fadens kein Grund sein, diese Elemente nicht auch als Stäbchen a zusprechen. Ich selbst habe sie allerdings nicht auffinden könne die andern Angaben Kolmers über die Stäbchenzapfenschicht stimm dagegen mit meinen Befunden überein.

Die Stäbchen sitzen an der Limitans externa, über welche i nichts hinzuzufügen hätte, ebenso wie die Körner der äußeren Körne schicht auf der inneren Seite scharf an. Kolmer[2] hat gewiß rech wenn er bei dem geringen Querschnitte der Stäbchen überzeugt ist, d

[1] Max Schultze, Zur Anatomie und Physiol. d. Retina. Arch. f. mi Anat. Bd. II.

[2] Kolmer a. a. O., S. 101.

Kerne erheblich zahlreicher in dieser Schicht auftreten, als daß man für jeden ein Stäbchen in Anspruch nehmen könnte.

Es sind also wie ich gleichfalls behaupte, auch hier wie bei andern Wirbeltieren und beim Menschen außer den zu den Sehzellen gehörigen Kernen in der äußeren Körnerschicht noch Elemente vorhanden, welche nicht eigentlich nervöser Natur sind (»Schaltzellen« Kolmer[1]).

Die durch den welligen Verlauf der äußeren Schichten und das Durchtreten der Gefäße gestörte Übersichtlichkeit der Körnchenschichten, verwischt das Bild der äußeren plexiformen Schicht in hohem Maße, zumal auch die innere Körnerschicht durch die dichte Anlagerung gezwungen ist das Auf- und Absteigen mitzumachen.

In dieser Hinsicht differiert meine Photographie des Retinadurchschnittes (Fig. 1 der Taf. XIII) mit der von Kolmer als Fig. 6 gegebenen, wo die äußere plexiforme Schicht in ziemlicher Breite dargestellt ist. Da der seiner Figur zugrunde liegende Schnitt offenbar erheblich dünner gewesen ist als der von mir photographierte, würde ich auf den angeführten Unterschied keinen besonderen Wert legen, doch ist es umsomehr angezeigt, den tatsächlichen Befund in betreff der Körnerschicht selbst festzustellen, als Kolmer gerade über sie keine genaueren Angaben macht und auch die Literatur über dieselbe nach Beobachtungen bei andern Tieren widersprechende Behauptungen enthält.

Die exstremste Auffassung über ihre Bedeutung hat wohl Carrière bei den niederen Klassen der Wirbeltiere und den Vögeln ausgesprochen, welcher die beiden mit der dritten nach innen folgenden als »Ganglion opticum« zusammenfaßt, dessen »Mark« die innere plexiforme Schicht darstellen soll; demgemäß bezeichnet er auch die ganze mächtige innere Körnerschicht der Vögel als »äußere Ganglienzellenschicht«[2].

Geht Carrière in dieser Hinsicht offenbar zu weit, so läßt sich nicht leugnen, daß im Formenkreis der Wirbeltiere nicht selten Bildungen der Netzhaut angetroffen werden, wo den Ganglienzellen der aufl a g e r n d e n Schicht durchaus ähnliche Elemente unmittelbar unter der inneren plexiformen Schicht angetroffen werden; es steht nichts im Wege dieselben im Sinne Carrières zum optischen Ganglion zu ziehen, doch ist desshalb noch nicht erwiesen, daß auch die andern Elemente der innern Körnerschicht, welche Ganglienzellen durchaus unähnlich sind und nur den Charakter von Körner mit kaum sichtbaren Protoplasmahof tragen, auch dazu gehören.

---

[1] Kolmer, a. a. O. Fig. 6.

[2] Carrière, Die Sehorgane der Tiere, S. 73, Fig. 55. Retina der Falken (*Falco tinnunculus*).

Die beiden Kategorien von Elementen finden sich gerade in der Netzhaut des *Pteropus* in sehr kenntlicher Ausbildung. Auch in Kolmers Fig. 6 sind die Zellen ersichtlich erheblich größer als der Ausbildung innerer Körner entspricht, die letzteren kommen daneben in der angeführten Figur nicht recht zur Geltung.

Vergleicht man die hier gegebene photographische Abbildung Fig. 1 und hält man daran fest, daß die Lage der äußeren plexiformen Schicht durch die verwaschenen Schatten bezeichnet ist, welche sich zwischen den Lagen der Kerne kenntlich macht, so bleiben oben (innen) von ihr noch reichlich Elemente übrig, welche ganz den Charakter der inneren Körner tragen. Dagegen trennt sich über denselben eine locker angeordnete mit großen gangliösen Zellen erfüllte einfache Schicht, welche man gewiß als einen Teil des Ganglion opticum im Sinne Carrières ansprechen kann. Es finden sich darunter vielfach Zellen, welche denjenigen der inneren Lage keineswegs nachstehen.

Da die letzteren verhältnismäßig spärlich sind, so ist es um so wahrscheinlicher, daß die bezeichnete tiefere Lage ihnen zuzurechnen ist. Die dazwischen befindliche innere plexiforme Schicht, das »Mark« des Ganglions nach Carrière, ist in der Tat solcher Substanz, wie wir sie aus andern Gehirnteilen kennen, nicht unähnlich und histologisch ebenso schwer aufzulösen.

Die den Ganglienzellen nach innen auflagernde Opticusfaserschicht mit der Limitans interna ist auffallend dürftig und da die lockergestellten Ganglienzellen darunter wenig Halt gewähren, so geht sie beim Schneiden leicht verloren, wie die linke Seite der Figur durch das Erscheinen einer Lücke verrät.

Die andern Teile des Bulbus sind von Kolmer eingehend und sorgfältig beschrieben, weshalb ich unterlassen möchte, hier noch einmal darauf zurückzukommen; abgesehen von den, wie erwähnt, im Material begründeten Abweichungen in den Größenverhältnissen, sind die Angaben mit meinen Beobachtungen wesentlich übereinstimmend.

Die physiologische Deutung der Befunde.

Durch die vorstehend beschriebenen Merkmale reiht sich histologisch die besondere Anordnung der Chorioidea bei *Pteropus* recht nah an die Bildung des Pecten an, wie er sich im Auge der Vögel findet. Der wesentlichste Unterschied zwischen beiden Eigentümlichkeiten beruht darin, daß die Chorioidealfortsätze bei *Pteropus* nur die äußeren Retinaschichten durchbrechen, während bekanntlich die als Pecten bezeichnete Wucherung der Chorioidea bis in das Innere des Bulbus

vordringt; außerdem ist dieselbe auf einen engbegrenzten Teil der Retina beschränkt, während jene sich über den ganzen Augenhintergrund bis gegen die Ora serrata hin ausdehnen.

Beide Unterschiede erscheinen mir nicht schwerwiegend genug, um nicht eine gewisse Verwandtschaft zwischen beiden Bildungen annehmen zu können. Ich möchte ausdrücklich betonen, daß ich stets die auch von andern Autoren, z. B. von ZIEHM, gehegte Vermutung geteilt habe, daß der Pecten des Vogelauges dem Sehvermögen durch die zeitweise Beschattung eines Teiles der Retina je nach der Kopfhaltung des Tieres nützlich sein könnte, ohne daß dazu eine zweite apocryphe Fovea centralis angenommen zu werden braucht.

In ähnlicher Weise sucht auch KOLMER seine »Pigmentkegel« physiologisch verständlich zu machen. Es ist nicht zu verkennen, daß durch das Wegfallen der regelmäßig aufgebauten Kegel mit den angenommenen glatten Seitenflächen auch die Beschattungstheorie der benachbarten perzipierenden Netzhautelemente kaum aufrecht gehalten werden kann, da auch schräg einfallendes Licht Platz genug finden dürfte zwischen den fingerförmigen Fortsätzen hindurchzupassieren.

Man darf wohl aus der Beobachtung die Vermutung herleiten, daß auch der Vogelpecten wenigstens nicht ausschließlich der zeitweisen Retinabeschattung dient, sondern daß bei ihm wie bei den Chorioidealfortsätzen des *Pteropus* das Moment der Ernährung des Netzhautgewebes und der Regulierung des Druckes im Innern des Bulbus in Frage kommt[1]. Die Bedeutung für die Ernährung des Netzhautgewebes hat KOLMER im Hinblick auf die von ihm beschriebene Gefäßverteilung sehr einleuchtend gemacht.

Wahrscheinlich ist dies indessen nicht die einzige Funktion der sonderbaren Bildung; denn es ist doch sehr auffallend, daß die Natur in solchem einzelnen Falle den gewohnten Weg der Ernährung des Gewebes durch Netzhautgefäße, deren Bildung die embryonale Entwicklung des Organs zu gewährleisten scheint, ohne Grund verlassen haben sollte.

Besondere Schwierigkeiten der Deutung macht indessen offenbar die bisher nicht beschriebene breite Schicht unmittelbar unter der Stäbchenschicht, welche histogenetisch nur als umgewandeltes Pigmentepithel gedeutet werden kann. Daß nächtliche Tiere ebenso

[1] Dieselbe Anschauung hat auch FRANZ in seinem Werk: »Das Vogelauge« für den Pecten vertreten; er möchte aber in der Bildung außerdem ein besonderes Sinnesorgan sehen, worin ich mich ihm nicht anschließen kann.

wie albinotische eine unvollkommene Ausbildung oder Fehlen des Pigmentes in den Augen zeigen, ist bekannt; es gilt z. B. auch von dem Nachtaffen (*Nycticebus*).

Kann die Pigmentlosigkeit daher kaum überraschen, so ist damit freilich die Umwandlung des Gewebes in eine breite, helle Schicht noch nicht erklärt; in Ermangelung einer andern Erklärung denkt man unvermeidlich an eine Art von Degeneration, wie sie auch sonst bei außer Funktion gesetzten Organen oder Teilen von solchen zur Beobachtung kommt. Es erscheint mir untunlich auch nur vermutungsweise einen Nutzen derselben für die Funktion des Auges anzudeuten. Möchten weitere Forschungen mehr Licht in die rätselhafte Bildung des *Pteropus*-auges bringen.

Berlin, im Januar 1911.

1

L. i.
O.
G.
Pl,
Gr,
Pl,,
Gr,,
L. e.
St.
P.
Ch.
Sc.

2

Gr,
L. e
St.
P.
Ch.

'af. XIII. Querschnitte der Augenhäute von Pteropus (Spectrum) condorensis Ptrs.

Fig. 1. Linearvergrößerung 240, Phot. mit phot. Obj. 1/8" Seibert.
Fig. 2. Linearvergrößerung 400, Phot. mit Apochrom. 2 mm Leitz.

. i. = Limitans int. — O. = Opticusfaserschicht. — G. = Ganglienzellensch. — Pl, = inn. plexiforme Sch. r, = innere Körnerschicht. — Pl,, = äußere plexiforme Sch. — Gr,, = äußere Körnerschicht. — L. e. = Limitans externa. — St. = Stäbchenzapfenschicht. — P. = umgewandeltes Pigmentepithel. Ch. = Chorioidea. — Sc. = Sclera.

erlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig. Lichtdruck v. Alb. Frisch, Berlin W 35.

Untersuchungen über den feineren Bau der Cuticula bei Insekten.

Von

Serge Kapzov.

(Aus dem zoologischen Institut zu Heidelberg.)

Mit 3 Figuren im Text und Tafel XIV—XVI.

Der feinere Bau des Integumentes der Arthropoden wurde schon mehrmals untersucht. Hauptsächlich waren es die Krebstiere, und unter diesen wieder die Decapoden, die zu solchen Untersuchungen dienten. Vitzou (82) erörtert in der guten historischen Übersicht, die er seiner Arbeit voranschickt, eine ganze Reihe[1] von Forschern, welche die histologischen Verhältnisse des Krebspanzers studierten. Sie fanden das Integument aus mehreren, teilweise wieder geschichteten Lagen bestehend, und waren darin einig, daß die Haut innen weich, außen verhornt — chitinisiert — sei, übersahen aber oft die eigentliche zellige Epidermis, indem sie meinten, unter dem Chitin läge faseriges oder homogenes Bindegewebe. Die öfters beobachtete Zellenzeichnung in den Lagen der Cuticula verleitete einige Autoren zur Annahme, daß das Chitin aus Zellen bestehe. Was die Bildung der äußeren harten Schicht (Cuticula) angeht, so resumiert Vitzou diese so, daß für die Anhänger der cellularen Theorie (Quekett, Lereboullet) der Chitinpanzer gebildet sei durch «l'applatissement et la soudure des cellules superficielles de la couche molle» (p. 464); während die andern, ganz im unklaren über die Entstehung des Chitins, anzunehmen sich begnügten, daß der Chitinpanzer ein Secretionsprodukt der weicheren Schicht oder zelligen Matrix (Hypodermis) sei.

Von den älteren Autoren erwähnt Vitzou: Valentin (37), Schmidt

[1] Hasse (33), Milne-Edwards (34), Lavalle (47), Carpenter (48), Siebold (50), Quekett (54), Huxley (58, 80), Williamson (60), Leydig (66), Gegenbaur (66), M. Braun (75).

Gehen wir zur Literatur über die Insektencuticula über, so finden wir nur wenige größere Arbeiten über deren Struktur. Bei verschiedensten Gelegenheiten machten die Autoren kurze Angaben über die Cuticula und die Ausdrücke: »homogen«, »fein geschichtet«, »quer gestreift« sind wohl alles, was man über den feineren Bau erfährt.

H. Meyer (42) beschrieb als erster die komplizierteren Faserbildungen in der »Hornschale von *Lucanus cervus*«. Er weiß noch nicht, wohin diese Bildungen zu stellen sind und beschreibt innen und außen einen Epidermisüberzug[1], d. h. er vertrat die Meinung, daß sich auch äußerlich auf der Cuticula ein Epithel finde.

Bernard-Deschamps (44) findet bei einer großen Anzahl Käfer (auch Cetonien) ein »wunderbar schönes Netz« — »réseau«, das wie eine «toile brodée« aussieht. Diese Bildungen wären vielleicht als ein in Bildung begriffenes Balkennetz aufzufassen (siehe weiter unten).

C. Schmidt (44) beobachtete sich kreuzende Faserbildungen in den Elytren von *Melolontha*[2].

Leydig (55) beschreibt für eine ganze Reihe von Cuticulae eine Zellenzeichnung, welche ins schuppenartige übergehen kann. Doch bezweifelt er, daß diese Zeichnung mit den Zellen zusammenfällt. Er spricht auch von senkrechten Porenkanälen zweierlei Art und legt Wert darauf, daß diese Kanäle bei allen Insektenabteilungen wiederkehren. Die complizierten Bildungen bei Käfern veranlassen ihn von einem Chitingewebe zu sprechen, dessen Vergleich mit dem Bindegewebe (Cutis) sich ihm aufdrängte.

Haeckel (57) bemerkt in der schon oben besprochenen Arbeit, daß seine Befunde über Matrix und Chitin »wahrscheinlich in gleicher Weise für alle Articulaten gelten« (S. 514). Daß er die Matrix (mit Schmidt) für die Bildung des Chitins verantwortlich macht, haben wir schon gesehen.

Kölliker (58) vertrat entschieden die Meinung, daß das Chitin ein Ausscheidungsprodukt der Hypodermiszellen ist, »welches seine, wenn auch komplizierte Struktur, durch ein sekundäres Zerfallen der ursprünglich homogenen weichen Masse erhält«.

Interessant ist zu bemerken, daß er für die regelmäßige, scharfe polygonale Zeichnung immer die darunter liegenden Zellen verantwortlich macht. »Bemerkenswert sind besonders die Fälle, wo die polygonalen Konturen in einer Richtung undeutlich werden, während sie in der anderen bestehen bleiben, indem die hierdurch entstehende

[1] Siehe Biedermann (03), wo näheres über die Arbeit zu finden ist.

[2] Näheres bei Biedermann (03), S. 397—399.

Zeichnung durch parallele, schwach zickzackförmige gebogene Linien sehr geeignet ist das Vorkommen von Parallellinien . . . zu erklären (S. 76)«. Dieser Befund steht im Einklang mit dem, was ich über die Entstehung der Balkenbildungen beobachtete[1].

Leydig (64) bestätigt seine Auffassung des Chitins als Bindegewebe.

Graber (74) unterscheidet mit Haeckel in dem Integument eine Chitinschicht (Cuticula), eine Matrix mit Basalmembran, und ferner ein fibrilläres Bindegewebe.

Viallanes (82) fand bei *Stratiomys chamaeleon* die Cuticula mit sehr stark ausgeprägter Zellenzeichnung, »des champs hexagonaux«, deren jedes ein Verkalkungscentrum ist. An Flächenpräparaten gewann er die Gewißheit, daß »chacune d'elles (cellules de l'hypoderme) répond rigoureusement a l'un des champs hexagonaux de la cuticule» (p. 8). Bei *Musca-* und *Eristalis*-Larven sind keine hexagonalen Felder zu sehen; die Cuticula ist «complètement homogène». Über die Bildung der Cuticula bringt Viallanes nur einen Satz: «Il (l'hypoderme) a secrété une nouvelle cuticule» (p. 217).

Nach Jaworowski (85) ist die äußere Chitinschicht des Arthropodenkörpers keine homogene Ausscheidung der Hypodermis, sondern besteht aus maschenartig geordneten, dicht gedrängten Fäden. Diese Fäden verlängern sich nämlich, platten sich ab, verlieren ihre Körnchen und werden deshalb homogen und durchsichtig. In den Fäden ist Chitin abgelagert[2].

A. Schneider (87) faßt die Matrix (Hypodermis) der Insekten als Protoplasmaschicht ohne Zellgrenzen mit basaler Membran auf. Das Chitin bildet sich daraus durch »eine Erhärtung des (oberflächlichen) Protoplasmas, welche allmählich vor sich geht und in deren Anfangsstadien Protoplasma und Chitin miteinander zusammenhängen, so daß zu dieser Zeit das Chitin noch wachsen kann[3].«

J. Chatin (92) schildert eingehend den Prozeß der Umwandlung des Protoplasmas in Chitin. Das unregelmäßige Netzwerk des Hyaloplasmas nimmt eine der Oberfläche parallele Anordnung an. Den komplizierten Vorgang, der darauf folgen soll, will ich mit den eignen Worten des Autors wiedergeben: «C'est d'abord le Hyaloplasma qui se trouble, premier indice de l'imprégnation chitineuse dont les effets

[1] Siehe weiter unten.

[2] Zitiert nach dem Zoolog. Jahresbericht.

[3] Siehe A. Schneider (87), Über den Darmkanal der Arthropoden. Zool. Beiträge II, auch L. F. Henneguy (04), S. 73.

s'accusent rapidement, déterminant une induration progressive. Pendant quelque temps celle-ci n'est appréciable, que dans les espaces paraplasmatiques intermédiaires aux lignes hyaloplasmatiques, puis elle s'étend à ces dernières les transformant en autant de strates chitinifiées».

Dieser Vorgang spielt sich gleichzeitig an einer ganzen Anzahl von Zellen ab und die entstandenen Chitinlamellen nebeneinander liegende Zellen verschmelzen miteinander. Auch an den Zellen sollen die Grenzen verschwinden. In manchen Fällen kann der Prozeß nicht nur an de distalen Enden der Epithelzellen vor sich gehen und führt dann z complizierteren Bildungen. Nach Chatin kann man im Chitin noc die «texture trabéculaire» des Hyaloplasmas nachweisen.

Zander (97) hat das Verhalten des Chitins zur Jodreaction studier Er fand es dem Glykogen sehr nahe verwandt (vgl. Vitzou). Di Chitinhülle der Arthropoden (und auch aller chitinführenden Tier außer den Bryozoen) zerfällt immer in zwei Lagen: die inneren Schichte färben sich bei Behandlung mit Jod und Chlorzinklösung violet die äußeren braun. »Die Violettfärbung durch Jod und Chlorzin scheint nur den Schichten mit Zellenzeichnung eigen zu sein; die hom genen Partien färben sich nur braun« (S. 572). Er bemerkt gleic weiter gegen Krawkow (93), der eine große Anzahl verschiedenartig Chitine beschrieb, daß »beide Färbungen Schwankungen der Intensit aufweisen, die, soweit sie nicht auf äußerlichen Ursachen beruhen, mit d Struktur der Schichten in Zusammenhang stehen« (S. 572). Wir werd weiter sehen, daß die Struktur, bzw. die Dichte, einen großen Einfl auf die Färbungen hat. Notorisch dichte (harte, alte Partien) färb sich schwer oder nur mit sehr intensiven Farbstoffen.

Janet (98) bemerkt auf »Grund vieler Beobachtungen«, daß d Gelenkhäute bei den Insekten an morphologisch sehr verschieden Punkten entstehen, da, wo es die Natur der Bewegungen erforderli macht.

Pautel (98) meint, die Cuticula der Arthropoden sei immer i zwei Zonen zerlegbar: eine äußere, ältere Zone, in der die physiologisc Tätigkeit von innen nach außen abnimmt, und eine innere, »pleinemet active«, die einerseits die Charaktere der Chitinbildungen, andrerse die des Protoplasmas besitzt. Die äußere kann nicht »die Richtu der Tätigkeit ändern« während die innere eine Neubildungskraft ze und Neubildungen hervorbringen könne.

Vignon (01) unterscheidet in seiner größeren Arbeit über ds Epithelium zwei Arten von Cuticulae. Erstens «un type remarquae

de cuticules structurées, striées», «peut-être conserve-t-elle des tractus de cytoplasma vivant; peut-être resulte-t-elle d'une transformation très précise effectuée au niveau de la couche limite» (S. 531). Er bemerkt flüchtig, daß dem Aussehen nach einfache und homogene Cuticulae in Wirklichkeit eine sehr komplizierte ultramikroskopische Struktur besitzen können (S. 531). Zweitens unterscheidet er «cuticules basales» oder «cuticules de condensation secretées à l'état fluide ou semi-fluide» (S. 535). Solche fänden sich z. B. bei *Tenebrio molitor* (Fig. 2, Taf. XVII). Er macht darauf aufmerksam, daß auch die «cuticules basales» eine Struktur besitzen können, wie Bütschli und Sukatscheff es gezeigt haben — die Struktur der geronnenen Substanzen. Außer diesen Cuticulae spricht Vignon noch von solchen, die durch Verkittung von den «bordures en brosse» der Epithelien entstehen. Hiermit nähert er sich den Ansichten von Nils Holmgren (02).

Dieser Forscher bemerkt in einer älteren Notiz mit Tullberg, daß das Chitin durch Umwandlung entsteht. Er beschreibt eine, in Bildung begriffene Chitinlamelle an dem distalen Ende der fädigen Matrixzellen der Vagina bei *Sarcophaga carnaria.* In einem andern Falle hat es sich aber gezeigt, daß das Chitin durch Absonderung der Epithelzellen entsteht (Eileiter von *Musca vomitoria* mit strukturlosen Lamellen). Seinen zweiten Aufsatz (02[a]) aber schließt Holmgren mit der Behauptung: »alle vertikal gestreiften Chitinbildungen, einschichtige wie mehrschichtige (wenigstens bei den Insekten) sind morphologisch und phylogenetisch nichts als starre chitinisierte und verklebte Flimmerhaare« (S. 378).

Ich komme jetzt zu der einzigen größeren Arbeit, die sich mit dem Chitinskelet der Insekten (Käfer) beschäftigt, der schon oben erwähnten Arbeit Biedermanns (03) über »Geformte Secrete«.

Er ist überzeugt »daß ein prinzipieller Unterschied im Bau des Chitinskelettes der Crustaceen und Insekten (Käfern) nicht besteht« (S. 425). Er hat »keine Spur« von wabigem Bau bei den Käfern finden können. Er wäre wohl zu andern Resultaten gelangt, hätte er die braune brüchige »Emailschicht« (Außenlage) nicht immer abgehoben und unberücksichtigt gelassen und auch stärkere Linsensysteme angewandt, sowie feinere Schnitte verwendet. Diese äußere Emailschicht ergab sich bei meinen Untersuchungen so deutlich wabig strukturiert, wie man es nur wünschen kann; und die Übergangszone von dieser Schicht zur »Balkenlage« (»Faserschicht« Biedermanns), eine Zone, die Biedermann durch viel zu starkes Macerieren immer zerstörte, gab mir

die wichtigsten Anhaltspunkte und Beweise für meine Auffassung der Balkenbildungen, und zeigte den allmählichen Übergang von dem schönen lockeren Wabenwerk zu den Bildungen, wo die Waben unter die Sehgrenze herabsinken und nur durch Quellung oder Lufterfüllung sichtbar gemacht werden können.

Biedermann hat sich hauptsächlich mit den groben Faserbildungen (Balkenbildungen nach mir) beschäftigt und beschreibt die gröberen Verhältnisse bei einer Reihe von Käfern ganz richtig, wie wir finden werden. Nach Analogie mit andern Bildungen hält er sich für berechtigt, den Teilen der Chitinlamellen des Hirschkäfers, die anscheinend »ganz homogen« sind, eine Zusammensetzung aus feinen Fibrillen zuzuschreiben. Auf seine einzelnen morphologischen Befunde gehe ich hier nicht weiter ein, da ich bei der Beschreibung meiner eignen Untersuchungen darauf zurückkommen muß. Biedermann reiht die Balkenbildungen den funktionellen Strukturen im Sinne von Roux ein.

Was das Entstehen dieser Strukturen betrifft, so ist er keineswegs mit Kölliker einverstanden, der sie im homogenen ausgeschwitzten Chitin entstehen läßt. Er bemerkt: »Ich halte es daher . . . bis auf weiteres für das wahrscheinlichste, daß die einzelnen Chitinschichten mit allen ihren Eigentümlichkeiten entweder unmittelbar aus dem Plasma der Chitinzellen sich differenzieren, oder daß dasselbe in einer zunächst homogenen Substanz geschieht, die dann ihrerseits notwendig als ein zunächst noch lebendiges Differenzierungs- oder, wenn man will, Absonderungsprodukt der Bildungszellen anzusehen wäre« (S. 478). Ferner: »Die mechanischen Einwirkungen mögen als auslösende Reize eine Rolle spielen und für die Wachstumsrichtung der Fibrillen maßgebend sein, die Differenzierung derselben aber aus dem Plasma oder einem homogenen Plasmaprodukt bin ich geneigt, für einen vitalen Vorgang zu halten.« (S. 474). Die Streifungen und Kreuzstreifungen der »fein fibrillären« und »homogenen« Lamellen und der Querschnitte die eigentliche Zugstreifungen sind, hält Biedermann für den Ausdruck eines fibrillären Baues. Die Kreuzstreifungen faßt er als Überkreuzungen der fibrillären Elemente in verschiedenen Lagen auf.

In seiner Arbeit über die Schillerfarben der Insekten und Vögel (1904) berichtet Biedermann einiges über die Struktur der Außenlage (Emailschicht), wie er es 1903 versprochen. Bei dem Käfer *Smaragdisthes africana* fand er an der »isolierten« Emailschicht mit schwacher Vergrößerungen undeutliche Zellenzeichnung und die ganze Oberfläche erscheint mit feinen Pünktchen dicht übersät. An Spaltstückchen in Glyzerin (mit dem Rasiermesser angefertigt) sieht er bei »stärkerer

Vergrößerung dieselbe feine Punktierung und erkennt, daß die Zellenzeichnung tiefer liegt. Untersucht er »stark« macerierte (KOH, HNO_3) Lamellen mit »starken« Systemen (Ölimmersion 1/12 ZEISS), so erscheint die Oberfläche einer solchen Lamelle wie »ein sehr feines Wabenwerk mit rundlichen Maschen, während bei tieferer Einstellung die nun außerordentlich scharfe Zellenzeichnung hervortritt«. (Die nach ihm deutlich wabigen Cuticularpartien gehörten wohl der Außenlage an.) In der tieferen »Zellenschicht« soll Pigment in Form feiner Körnchen liegen. Der optische Querschnitt einer solchen Cuticularlamelle, den BIEDERMANN schematisch abbildet, erscheint wie ein Cuticularsaum (Stäbchensaum) der Darmepithelien der Wirbeltiere (BIEDERMANNS Fig. 2); ein »ziemlich breiter Saum, der auf das zierlichste von vertikalen (senkrecht zur Flügelfläche[1] gerichteten) dicht aneinander stehenden Linien durchzogen ist«. »Die äußere Begrenzung (des Emails) zeigt an guten Präparaten stets eine doppelte Kontur, so daß es den Anschein gewinnt, als ob ein sehr dünnes ganz homogenes Chitinhäutchen die eigentliche Grenzschicht nach außen bildete (S. 231). Die Emailschicht (die sich »immer von selbst glatt von der übrigen Chitinmasse abhebt') baut sich aus drei Schichten auf: 'Pigmentschicht' mit Zellenzeichnung, 'Stäbchenschicht' und 'dünne Cuticula'. *Potosia Preyeri* zeigt auch polygonale Felder mit feiner Punktierung, »die auch hier als Ausdruck des optischen Querschnitts von stäbchenartigen Gebilden aufzufassen ist« (S. 232). Von Cetonien hat BIEDERMANN junge, eben aus der Puppe ausgeschlüpfte Exemplare untersucht. Er fand die in Entstehung begriffenen Balken, bildete sie auch ab, ohne sie jedoch richtig zu verstehen. An der Oberfläche sieht er, wie übereinander gelegte gezackte Schuppen »ein Bild, welches auf den ersten Blick an die bekannte Struktur eines Perlmutterdünnschliffes erinnert« (S. 233). Dies ist nach meiner Ansicht nur die ins »Schuppenartige übergehende« Zellenzeichnung (LEYDIG, 55). Die darunter liegenden Maschen sind die Anlagen der Balken, wie wir es weiter unten sehen werden. BIEDERMANNS (04) Fig. 3, wenn sie auch noch so schematisch ist, bestätigt sehr schön meine Angaben über die Übereinstimmung der Maschen mit der Zellzeichnung und demonstriert ad oculos das, was KÖLLIKER (59) (S. 76) über die Entstehung der Linienzeichnungen in den Cuticulae andeutete. Alles dieses findet weiter unten eine eingehende Besprechung.

PLOTNIKOFF (04) findet in der Cuticula eine horizontale und eine

[1] D. h. zur Cuticularoberfläche.

feine vertikale Streifung. Die letztere bringt er in Zusammenhang mit den Plasmafortsätzen der Hypodermiszellen, die bei der Bildung der Cuticula eine Rolle spielen sollen. Die Neubildung der Cuticula (Larventypus) bei der Häutung beschreibt er in der Weise, daß die Zellen eine Anzahl von Fortsätzen ausstrecken, zwischen denen sich das Chitin ablagert. Er meint aber, daß das Chitin auf zweierlei Art entstehen kann, nämlich sowohl als Ausscheidungsprodukt, als auch als Umwandlungsprodukt des Protoplasmas. Wabenbau hat er nicht gesehen und neigt mehr zu BIEDERMANNS fibrillärer Auffassung der Cuticula.

Wo noch bei den Autoren, in andern Fällen, von der Insekten-cuticula gelegentlich die Rede ist, wird sie als fein geschichtet, homogen oder meist sehr fein quergestreift dargestellt.

Nach HENNEGUYS Lehrbuch (1904) besteht das Chitinskelett aus vielen feinen Schichten, zerfällt in mehrere, sich verschieden färbende Lagen, ist eventuell querstreifig und die Schichten werden nach außen feiner. Das junge Chitin ist weicher, das alte hart.

Wenn die komplizierten Verhältnisse der Krusterschale durch viele eingehende Arbeiten verhältnismäßig klargelegt sein dürften, so kann man dies von der Insektencuticula keineswegs behaupten.

Die vorliegenden Untersuchungen sind deswegen an Insekten ausgeführt worden und zwar an Käfern, welche die dickste Cuticula und die verwickeltesten Bildungen aufweisen. Es hat sich gezeigt, daß die Cuticularbildungen bei den Insekten abgesehen von den »Balken-bildungen« der Käfer, die vielleicht eine aparte Stellung einnehmen, ganz mit denen der Krebse identisch sind — so die einfacheren Cuticulae mit denen von *Gammarus* nach SUKATSCHOFF, oder *Limnadia* nach NOVIKOFF. Die komplizierten Bildungen der größeren Käferlarven, sind denen der Decapoden an die Seite zu stellen. Ich muß von vornherein bemerken, daß ich die Struktur der Cuticula der Käfer durchweg wabig gefunden habe, teilweise ganz identisch mit den von BÜTSCHLI bei *Astacus* beschriebenen Strukturen; ich habe häufig mechanische (Zug-) Strukturen beobachten können und werde daher versuchen, diese Bildungen gegen BIEDERMANN »grob mechanisch« zu deuten.

Eigene Untersuchungen.

Mein Material waren: in Alkohol konservierte Larven von *Dytiscus*, *Oryctes nasicornis*, *Cetonia aurata*, erwachsene Käfer von *Lucanus cervus*, *Hydrophilus piceus*, *Cetonia aurata* und andre; ferner in Form

konservierte verschiedene Entwicklungsstadien von *Cetonia aurata*, auch Raupen von *Bombyx mori* in verschiedenem Alter, Larven von *Tenebrio molitor*, Ephemeridenlarven und andres.

Für das Studium der feinsten Verhältnisse wurden sehr dünne Schnitte angefertigt, in Wasser untersucht — zum Teil gefärbt, zum Teil ungefärbt. Die Färbungen mußten sehr stark sein, damit sie an Schnitten von 1—2 μ mit Obj. 2 mm und Oc. 12 und 18 von Zeiss noch zu sehen waren. Als solche starke Färbungen ergaben sich Eisenhämatoxylin nach Bütschli (wiederholtes Behandeln der Schnitte mit 10% Lösung von essigsaurem Eisenoxyd und Hämatoxylinlösung, bei gutem Auswaschen nach jeder Behandlung); Genzianaviolett 6 B mit vorhergehender Beize nach Schuberg (2% Brechweinsteinlösung und 10% Tanninlösung). Mallory, Blochmannsche Färbung, Hämatoxylin nach van Gieson, wurden bei Objekten, wo die Hypodermis noch erhalten war, sowie teilweise auch zum Differenzieren der verschiedenen Lagen gebraucht. Um das Chitin weich und schnittfähig zu machen wurde die Cuticula im allgemeinen in der Wärme mit Kalilauge behandelt, deren Concentration je nach der Dicke und Härte der zu behandelnden Cuticula schwankte: für sehr harte Teile (Halsschild von *Lucanus cervus*) etwa 17% Kalilauge 24—48 Stunden auf dem Wärmeschrank. Auch kurzes Kochen in 5% Kalilauge war verwendbar. Bei Totalpräparaten von abgelösten Häuten und einigen Querschnitten wurde die Cuticula in etwa 10% HCl gekocht. Bei Schnitten, wo auch das unter der Cuticula liegende Gewebe erhalten werden sollte, wurden die Stücke längere Zeit (24—48 Stunden und mehr) in 5—10% Salpetersäure in 70% Alkohol gelassen. Auch relativ dicke Stellen des Käferpanzers ließen sich nach solcher Behandlung bis auf 4 μ schneiden. Wenn es galt, das Grenzhäutchen zu isolieren, wurden die Objekte in 5% Salzsäure gekocht. Durch die Cuticula der Larven von *Dytiscus* wurde eine Reihe von Schnitten gemacht ohne vorherige Bearbeitung mit Salzsäure oder Kali, und diese Schnitte auf das genaueste mit dem erweichten Material verglichen, um die Veränderungen die durch die Reagentien hervorgerufen sein könnten, festzustellen; und damit die Möglichkeit auszuschließen, eventuell durch von Reagentien erzielte Strukturen getäuscht zu werden. Es zeigte sich, daß mäßiges Macerieren in 17% Kalilauge (nicht tage- und »wochenlang«) die Cuticula garnicht verändert, höchstens im Sinne eines schwachen Aufquellens. In Salzsäure tritt stärkere Quellung auf, die aber die Bauverhältnisse klarer macht; so daß man an solchen Präparaten Strukturen auch an sehr dichten Stellen sehen kann, die gewöhnlich so gut wie homogen, bzw.

nur schwach gestreift oder gegittert erscheinen. Um ganz reine (fettfreie) Häutchen zu bekommen, ließ ich sie etwa 24 Stunden in Alkoholäther ($^1/_1$) liegen. Bei sehr dichten Teilen wandte ich auch Bütschlis Austrocknungsmethode mit nachheriger Untersuchung im geschmolzenem, dickem Kanadabalsam an. Dazu wurden nicht allzu dünne Schnitte verwendet (etwa 4—5 μ), die von eventuell vorhandenem Fett durch Alkoholäther gereinigt, mit chemisch reinem Xylol gut durchtränkt, und aus demselben gleich unter die Luftpumpe gebracht, wo das Xylol bei etwa 10 mm Druck sich rasch verflüchtigte. Wenn man die so behandelten Schnitte in heißem geschmolzenen Kanadabalsam brachte, so drang derselbe nur in einen Teil der Hohlräumchen, die andern blieben gut erfüllt und waren unter dem Microskop sehr gut zu studieren (siehe Fig. 34).

Den einfacheren, fein geschichteten, eventuell senkrecht gestreiften, mehr oder weniger dicken Cuticulae (Larvencuticulae) stelle ich die Cuticulae der erwachsenen Käfer mit Balkenbildungen gegenüber, weil deren Struktur durch die zellige Beschaffenheit der darunter liegenden Hypodermis und die Anordnung von deren Zellen bedingt ist. Die einfach geschichtete Cuticula könnte auch entstehen, wenn die Matrix ein Syncytium wäre; »Balkenschichten« dagegen müssen ein Epithel mit Zellgrenzen unter sich haben.

Ich beginne mit der Cuticula der

Dytiscus-Larven (Fig. 1—8, 11, 13—14).

Das Chitinskelet besteht aus einer Anzahl segmentaler Ringe, jeder von einer Rücken- und Abdominalplatte gebildet. In der weicheren Haut, welche diese Platten seitlich verbindet, ist noch eine Anzahl kleinerer Platten eingelagert. Die aufeinanderfolgenden Platten der Segmente sind durch eine Gelenkhaut verbunden; letztere ist stets gefaltet, sehr biegsam und ganz durchsichtig, aber kaum dünner als die Rücken- und Bauchplatten (Tergite und Sternite) der Segmente (40—45 μ). Auf ungefärbten Querschnitten der fein geschichteten Cuticula fällt zunächst eine äußere dichtere, stärker lichtbrechende und diffus gelbliche Lage auf, die ich »Außenlage« (Fig. 1 u. 2 *a*) nennen will (5—6 μ dick). Sie ist nicht immer von der darunter liegenden Lage scharf abgegrenzt (Fig. 3), sondern der Übergang kann mehr oder weniger verwischt sein. Meistens ist sie jedoch scharf abgesetzt, ja trennt sich beim Schneiden sogar häufig ab, wobei die Trennungsfläche ganz scharf und glatt ist.

Wo diese Außenlage eine Struktur zeigt, was nicht immer der

Fall ist, erscheint sie entweder sehr fein geschichtet mit 4—10 oder auch mehr Schichten, oder vertical, meistens aber etwas schief gestreift. Außen ist die Lage stets ganz scharf von einer stark lichtbrechenden Linie begrenzt. Letztere ist der Querschnitt eines sehr dünnen Häutchens, welches als Grenzhaut (Fig. 3 *grh*, BÜTSCHLI) zu bezeichnen ist. 35%ige Salzsäure löst beim Kochen (oder längerem Einwirken in der Kälte) die ganze Cuticula bis auf dies sehr feine äußerste Häutchen auf. Im optischen Querschnitt erscheint es nur als eine Linie, ist also dünner wie 1 μ. Noch weiter nach außen finde ich an nicht macerierten Präparaten eine lockere Lage, die aus einem sehr losen Wabenwerk mit großen unregelmäßigen Waben besteht (*a'*, Fig. 1, 4, 6). Sie ist auch gefaltet und fein vertikal gestreift; auch Körnchen scheinen darin eingelagert zu sein. In den meisten Fällen scheint diese Lage abgerissen zu sein; am häufigsten ist sie an den Gelenkhäuten erhalten, wo sie an den Falten der Außenlage haften bleibt (Fig. 6 *a'*). Was diese Lage *a'* zu bedeuten hat, wurde mir nicht klar. Ob sie ursprünglich über die ganze Oberfläche ausgebreitet war, kann ich nicht sagen.

Die ganze tiefere Masse der Cuticula, die man als Innenlage, oder besser als Hauptlage (*h*) bezeichnen kann, ist sehr deutlich geschichtet und weist bei einer Dicke von 35—40 μ etwa 40 Schichten auf (Rückenplatte, Fig. 1—2). Diese Hauptlage ist entweder in ihrer ganzen Dicke gleichmäßig strukturiert, oder aber, jedoch nie scharf, in mehrere Zonen gesondert, die sowohl durch ihre feinere Struktur als ihre wechselnde Dichte verschieden sind, und sich deshalb auch gegen Farbstoffe verschieden verhalten.

Am häufigsten tritt eine äußere Zone auf, die viel dichter ist als die innere, und auch einen komplizierteren Wabenbau besitzt, wie wir weiter sehen werden. Beim Übergang in die Gelenkhaut keilt sich diese Mittellage meistens aus, aber auch die Innenlage bekommt einen andern Bau. Die Cuticula kann auch zwei Mittellagen haben, z. B. folgendermaßen: Außenlage — Mittellage — dann käme eine dünne Schicht vom Charakter der innersten Lage — dann wieder eine Mittellage, und endlich die Innenlage.

Die Außenlage (*a*) mit ihrer Grenzhaut und der lockeren Außenschicht geht ununterbrochen auf die Gelenkhäute über, nur ist die Außenlage hier in sehr eigentümlicher Weise gefaltet, quer zur Achse des Tieres (Fig. 6), so daß sie auf dem Flächenbilde entsprechend grobfaserig aussieht. Die Hauptlage der Gelenkhaut ist ganz gleichmäßig, zeigt keine Zusammensetzung aus Zonen; sie besitzt aber eine eigen-

tümliche Struktur, wie sie allen biegsamen Teilen der Cuticula eigen ist. Die Grenze der Hauptlage der Gelenkhaut gegen die der Platten verläuft schräg zur Oberfläche der Cuticula. Die Wabenschichten aber ziehen ununterbrochen aus den Segmentplatten in die Gelenkhaut hinein. Am vordersten Rande der Rückenplatten, gleich hinter der vorderen Gelenkhaut tritt eine Querfalte auf, in welcher die innersten Schichten der Hauptlage wie geknickt erscheinen.

Zu beiden Seiten der Falte ist die Mittellage stark entwickelt. Die Falte ist sehr steif, nach außen gerichtet und hat wohl eine mechanische Bedeutung. Die Rückenplatten sind in der Medianlinie verdickt, was auf dem Querschnitt als eine sehr genau halbkreisförmige Wölbung aller Schichten nach innen erscheint (Fig. 3). Zu beiden Seiten tritt ebenso eine starke Mittellage auf und wird gegen die Seitenränder der Platten immer dünner. Diese Falte dient wohl als eine Art Muskelansatz.

Die Schichten der Cuticula werden von innen nach außen immer dünner. So sind die Schichten der Außenlage nur halb so dick, wie die innersten Schichten der Hauptlage.

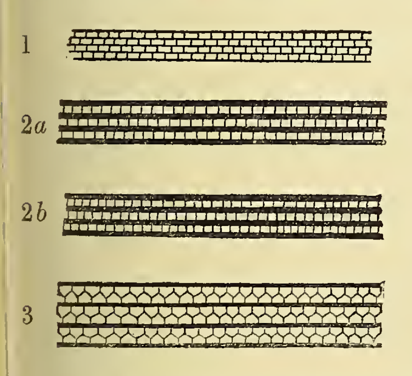
Die Außenlage färbt sich garnicht, oder sehr schwach mit Mallory, Eisenhämatoxylin und Anilinfarben; mit Blochmannscher Flüssigkeit tingiert sie sich stark mit Pikrinsäure. Die Mittellage färbt sich mit Mallory stark rot, mit Blochmann meist grünlich; mit Gentianaviolett 6 B ohne Beize sehr intensiv aber unklar. Die Innenlage wird mit Mallory und Blochmann gleichmäßig blau, mit Hämatoxylin mäßig stark gefärbt.

Ich will gleich hier bemerken, daß diese Verschiedenheiten der Färbung nicht ausschließlich auf chemischen Differenzen beruhen können, und daß die Struktur und vor allem die Dichte dabei wohl sehr viel zu bedeuten haben. So wird das Chitin nach außen zu immer härter und dichter; die Intensität der Färbung steigert sich und hört dann bei einer gewissen Dichte plötzlich auf. Es ist interessant, daß dieses »Abbrechen« ungefähr mit der Grenze der Sichtbarkeit der Waben zusammenfällt. Sogar die Jodreaktion fällt nach Zander (97) verschieden aus für das junge lockere und das alte harte Chitin. Auch andere Autoren sprechen davon, daß die Färbungsunterschiede auf Dichteunterschieden beruhen können.

Was nun den feineren Bau der Schichten in den verschiedenen Lagen betrifft, so ist er ein wechselnder, im Prinzip jedoch ein ausgesprochen wabiger.

Im einfachsten Falle ist es so, daß sich die Waben in horizontalen

Schichten ordnen, deren Dicke nur eine Alveolenreihe beträgt (Schema 1). In der Fläche der Schichten sind die Alveolen entweder regellos angeordnet (Fig. 11), oder in Zügen und Reihen. Wenn aber die Waben der aufeinanderfolgenden Schichten so gegeneinander gelagert sind, daß sie vertikale Reihen bilden, so entsteht auf dem Querschnitt der Cuticula das Phänomen der vertikalen, bis schiefen Streifung, (Fig. 2); oder auch zuweilen das der Kreuzstreifung. Ich will hier bemerken, daß Fälle vorkommen, wo diese senkrechte Anordnung deutlicher ist als die Schichtung, ja sie sogar ganz verdrängen kann. Letzteres ist z. B. der Fall in der Kopfkapsel der Larve von *Oryctes nasicornis* und in der Außenlage von *Lucanus cervus*, wie wir später sehen werden. Bei der seither beschriebenen Struktur erscheint die Cuticula sehr fein geschichtet, bzw. gestreift. Eine Komplikation dieses einfachen Baues tritt in der Weise auf, daß die aneinanderschließenden horizontalen Wände der Wabenschichten sich zu besonderen Zwischenlagen verdicken (Fig. 5 *z*), welche natürlich bei tiefer Einstellung dunkler erscheinen müssen als die Schichten (*he*), welche von den Wabenhohlräumchen gebildet werden. Die genauere Nachforschung ergibt jedoch an vielen Stellen klar, daß diese dunklen Zwischenlagen nicht einfach nur Verdickungen der horizontalen Wabenwände sind, sondern, daß sie selbst wieder feinwabig strukturiert erscheinen, wenn auch feiner als die hellen Schichten (Fig. 5 *z*). Dieser kompliziertere Bau, erscheint daher mehr wie die Differenzierung eines gleichmäßigen Wabenwerks in alternierende, verschieden strukturierte Schichten (Schemata 2*a* u. 2*b*). Es ist zu bemerken, daß sowohl die dunkleren Schichten als auch die hellen, gewöhnlich nicht aus einer einzigen Wabenreihe bestehen, sondern aus etwa 1—3 Waben in der Dicke. Die alternierende Struktur der Schichten *z* und *he* tritt jedoch deutlich hervor, wenn die Waben der hellen Schicht (*he*) größer und dünnwandiger sind als die der dunklen (*z*). Es kommt auch vor, daß einige Querwände der Waben der hellen Schichten (*he*) verdickt sind.



Der eben beschriebene Typus des Wabenbaues ist wohl der gewöhnlichste für einfache, geschichtete, mäßig dicke Cuticulae. Bei einem solchen Bau ist die feine Schichtung natürlich sehr klar. Er

kommt in der äußeren und der inneren Region der Hauptlage, in der Gelenkhaut und andern Stellen vor.

Wenn man sich nun zwischen den dunklen Schichten nicht mehr eine Wabenreihe, sondern zwei denkt, etwa wie Schema 3, so hat man einen dritten Typus vor sich. Die Waben brauchen nicht so regelmäßig zu stehen, sonst müßte zwischen je zwei dunklen Schichten nochmals eine feine Linie zu sehen sein, was aber auch vorkommt. Vielmehr sind sie ziemlich ungleich groß, so daß die einen die ganze Dicke zwischen zwei dunklen Schichten einnehmen, die andern ganz klein, an der Ursprungsstelle der Querwände der großen Waben sitzend (Fig. 7).

Zu dieser und der vorhergehenden Struktur, tritt noch eine weitere Komplikation hinzu, indem einzelne aufsteigende Wabenwände der hellen Schichten (*he*) in der Mitte eine Verdickung zeigen. Wenn man dickere Schnitte vor sich hat (also vielleicht 4—5 μ), wo zwei bis drei Waben übereinander liegen, scheinen diese Verdickungen beim Heben und Senken des Tubus zu rotieren, oder wenigstens sich zu verschieben, so daß man den Eindruck hat, als ob eine Art Faser in den Wabenwänden verläuft (Wolff 04) und dann meist spiralig. Ich muß bemerken daß diese »Fasern« garnicht lang zu sein brauchen; so ziehen sie sich durch vier, fünf bis zehn Waben. Sie können aber natürlich auch viel länger werden. Diese Erscheinung von »Fasern« hatte ich öfters Gelegenheit in der dichteren Mittellage zu beobachten. Die verdickten Wände und diese Faserbildungen sind die Ursache der stärkeren Färbung und des dunkleren Aussehens solcher Schichten.

Die Schichten der Innenlage (auch der Mittellage) und hauptsächlich die der Verbindungshaut erlangen aber gewöhnlich eine noch viel kompliziertere Struktur (Fig. 7—9). Auch in diesem Fall alternieren zweierlei verschieden dicke und verschieden lichtbrechende komplexe Schichtensysteme. Das Verhalten hat sich aber insofern wesentlich geändert, als die dickeren Schichten (*he*) mit engen, vertikal geordneten Waben dunkler erscheinen, als die dünneren (*z*), deren Waben allgemein horizontal in der Schichtfläche gereiht sind. Der optische Charakter der komplexen Schichten *he* und *z* hat sich daher vollkommen umgekehrt, wenn auch die Differenz der Lichtbrechung nicht sehr erheblich ist. Dies wird noch viel klarer bei der Larve von *Oryctes nasicornis* (Fig. 9). Darüber weiter unten mehr.

Die Waben in den Schichten *he* sind, wie gesagt, recht unregelmäßig angeordnet, jedoch mit vorherrschender vertikaler Richtung. Ihre Wände sind dünn bis dick; ganze Partien nebeneinander liegender Waben erscheinen wie dunkle Flecken, während sie an andern Stellen

sehr dünn und zart sind. Die Waben haben das Bestreben, sich in kleine senkrechte Säulchen (*z*, Fig. 9) zu ordnen und so werden die gemeinschaftlichen Wände solcher Wabensäulchen zu ebenso vielen Pfeilern, die die Schichten stützen. Fig. 8 und sehr gut Fig. 7 bringen weitere Beweise meiner Auffassung dieser Strukturen. Es hat sich (Fig. 7) am Rand eine Schicht *z* abgehoben, indem die komplexe Schicht (*he*) zerrissen ist; rechts, wo die« Schicht *z* noch anliegt, sind die Waben von *he* in die Länge gezogen und links sind sie gerissen. Es ragen nur noch als Fetzchen die Reste der Wabenwände von den Schichten abwärts.

Im frischen Zustand schwerer, nach Maceration in Kalilauge dagegen leicht, läßt sich die Cuticula in dünne Lamellen spalten. Diese Lamellen sind die dunklen Schichten; die Risse gehen immer durch die hellen lockeren Schichten. Die Maceration greift letztere auch viel leichter an, indem sie die zarten Vertikalwände der Waben zerstört. Diese Meinung spricht auch Bütschli (98) aus. Fig. 7 ist eine schöne Erläuterung dafür und zeigt sehr klar, daß die Lamellen nicht etwa durch Adhäsion mit glatter Fläche zusammenhalten, sondern daß sie nur dichtere Differenzierungen in einem allgemeinen Gerüstwerk sind. Es ist auch leicht zu sehen, daß die Fortsätze solcher Lamellen keine abgelösten Fibrillen sind, sondern Fetzchen des Wabenwerks — sie zeigen abermals Fortsätze — Wabenwände, ja enthalten auch noch ganze Waben. Das Studium solcher Randpartien, hauptsächlich an gut gefärbten Präparaten, ist überhaupt von ausschlaggebender Bedeutung für die ganze Beurteilung der Struktur. — Hiermit hätte ich alle Komplikationen der Struktur erschöpft, wie sie sich dem Beobachter auf Querschnitten darbietet.

Wenn wir uns zu Flächenansichten wenden, so müssen wir a priori erwarten, daß wir da zweierlei Bilder zu sehen bekommen — einmal die der Lamellen, also der dunkleren Schichten, und dann die der lockeren Zwischenlagen. Außerdem tritt ein neues Phänomen hervor, von dem die Querschnitte nur Andeutungen zeigen — nämlich die Zellenzeichnung.

Nach längerer Maceration in Kalilauge, wo die Querwände der hellen Schichten mehr oder weniger zerstört werden, läßt sich die Cuticula, wie gesagt, in feine Lamellen spalten. Man erhält jedoch fast nie eine einzige Schicht, sondern wie es besonders gut gefärbte Präparate zeigen, wohl zwei oder drei Schichten übereinander. Besonders instruktiv ist es, die Ränder solcher Lamellen zu studieren, die öfters einzelne, isoliert abgelöste Schichten zeigen, und auch Abreiß-

bilder, wie wir sie aus Fig. 7 kennen. Die Lamellen sind sehr fein und, wenn sie einzeln vorliegen, nur bei sehr starker Färbung und enger Blende zu studieren. Sie zeigen stellenweise eine blasse Struktur (Fig. 11) mit unregelmäßigem Wabenwerk, relativ großen und daneben sehr feinen Waben. Nur die Schichten der Außenlage haben eine sehr deutliche Struktur. Flächenschnitte geben jedoch noch andere Bilder. Man sieht scheinbar homogene Lamellen mit zerstreuten größeren Wabenräumen in unregelmäßiger Anordnung (Fig. 13). Es sind jedoch Andeutungen darauf vorhanden, daß die anscheinend homogene Zwischensubstanz nochmals feiner strukturiert ist. — Zellenzeichnung wird dadurch bewirkt, daß die Zellgrenzen, durch Wabenreihen, oder lichteres Wabenwerk mehr oder weniger scharf angedeutet sind (ähnlich wie in Fig. 12). — Die Zellgrenzen bestehen aus einem blasseren und feineren Wabenwerk, während der Zellinhalt von größeren Waben gebildet wird (Fig. 14). Daß die Zellgrenzen aus zwei Wabenreihen bestehen, wie Novikoff angibt, habe ich nicht beobachtet und halte es auch für unwahrscheinlich; in diesem Falle müßte man annehmen, daß das ganze Chitin durch direkte Umwandlung des Plasmas entsteht, was zu bezweifeln ist. Hinsichtlich der Zellenzeichnung muß ich betonen, daß ich mit Viallanes und andern, überzeugt bin, daß sie streng mit den Hypodermiszellen übereinstimmt. Dies habe ich zwar nicht an *Dytiscus*-Larven, aber an andern Objekten (*Cetonia*-Larve) sorgfältig geprüft.

Die Außenlage (besonders die der Gelenkhäute) zeigt im Flächenbild immer eine sehr deutliche Wabenstruktur. Der Wabenbau kann unregelmäßig sein, aber auch Zugstreifungen zeigen; auch wellige Streifungen kommen vor; besonders gut sind diese Strukturen in den Gelenkhäuten zwischen den kleinen seitlichen Platten.

Um sehr dünne Lamellen abzuziehen, muß man sich sehr feiner Nadeln bedienen. Wie oben erwähnt, gelingt es im allgemeinen gute Blättchen zu bekommen, die zwei bis drei Wabenschichten dick sind. Will man die Prozedur noch weiter führen, so muß man sich mit ganz kleinen Fetzchen begnügen. Es scheint nun sehr oft als wenn solche Lamellen relativ sehr deutlich gestreift — »faserig« — wären. Daneben kommen aber auch ganz helle — »homogene« Bezirke und Fetzchen vor. Ich unternahm eine genaue Prüfung dieser Erscheinungen und kann wohl mit Sicherheit behaupten, daß diese Streifung auf feiner Faltung beruht, die durch den Zug der Nadel bewirkt wird. Solch feine Lamellen haben die Neigung, sich zu Fäden zusammen zu ziehen oder zu falten, wenn man sie mit der

Präpariernadel anrührt, oder wenn man sie etwas verschieben will, indem man das Deckglas aus seiner Stellung bringt. — Ich verwendete öfters starke Hämatoxylinfärbungen mit Beizen. Wie bekannt bildet sich auf der Delafieldschen Hämatoxylinlösung bald ein metallglänzendes Häutchen. Wenn man nun den Objektträger aus der Lösung heraushebt, so bleibt oft ein Teil dieses Häutchens an ihm kleben. Hat man das überschüssige Wasser, bzw. die Farbelösung vom Objektträger entfernt, so bleibt das Häutchen am Glase fest haften; versucht man es nun aus seiner Lage zu bringen, entweder mit der Nadel oder durch Verschieben des Deckglases, so legt es sich momentan in feinste Falten und wird anscheinend fibrillär. Diese Beobachtung brachte mich auf die vorhin erwähnte Auffassung. Hat man lange und »gewissenhaft« an der Cuticula gezupft, so ist man sicher einen aus langen Fadenfranzen bestehenden Rand und fein gefaltete Lamellen zu bekommen.

Larve von *Oryctes nasicornis* (Fig. 9—10, 15, 28).

Die viel dickere, aber weichere und geschmeidigere Cuticula dieser Larve ist noch verwickelter gebaut als die der *Dytiscus*-Larven. Über die ganze Larve ist sie in Querfalten gelegt, die auf der Rückenseite eine Art Halbringe bilden. Man kann aber nur schlecht von einer Gliederung in Platten und weichen Gelenkhäuten reden; eine solche Differenzierung fehlt noch. — Der Querschnitt der Cuticula läßt mehrere Lagen erkennen: eine durchsichtige, stark lichtbrechende Außenlage, die etwas gelblich gefärbt ist, und Andeutungen von Schichtung oder feinerer Struktur zeigt. Oberflächlich läßt sie eine scharfe Grenzhaut unterscheiden. Auf die Außenlage folgt eine Lage, die wohl ein Drittel der ganzen Dicke der Cuticula erreicht und die sehr deutlich wabig ist von einfachem Charakter, teilweise mit flächenhafter Schichtenanordnung, teilweise mit vertikaler Streifung, auch zuweilen mit Kreuzstreifung. Wo diese Lage dichter wird, ist der Wabenbau weniger gut zu sehen. Die tiefste Region der Cuticula bildet eine Hauptlage, die deutlich geschichtet ist, und einen äußerst komplizierten Bau besitzt.

Bevor ich zur genaueren Schilderung der Strukturen übergehe, will ich bemerken, daß die Kopfkapsel der Larve viel fester ist als die übrige Cuticula und auch bedeutend dunkler, obgleich sie dünner ist als die übrige Cuticula. Ihre allgemeinen Bauverhältnisse sind dieselben wie in der Körpercuticula; es treten aber noch besondere Momente hinzu, welche nur der Kopfkapsel eigen sind.

Ich will zunächst den Querschnitt berücksichtigen. Fig. 9 gibt den Bau der Schichten der Hauptlage bei einer Vergrößerung von etwa 2000 mit möglichster Genauigkeit wieder. Vor allem ist zu bemerken, daß die Wabenelemente die Tendenz zeigen, sich in zwei Richtungen anzuordnen. Einmal auf den Grenzregionen (*z*) zweier dickerer Schichten parallel der Schichtfläche, und zweitens in den letzteren Schichten (*he*) senkrecht dazu. Das Wabenwerk ist recht unregelmäßig. Die Wabenwände sind teilweise verdickt und bilden vertikale Pfeiler; teilweise sind dunkle Knoten zu beobachten, die sich dann vorzüglich in der Mitte der Schichten (*he*) zwischen den horizontal strukturierten Grenzlagen finden. Natürlich besteht jede dickere Schicht aus vielen Waben und die schon erwähnten Verdickungen sind selbst feiner strukturiert. (Waben zweiter Ordnung!)

Die geschilderte Anordnung der Waben in zwei Richtungen läßt sich vergleichen mit dem, was Bütschli für die Hauptlage der Krebscuticula beschrieben hat: die »Säulchen« und die in den Schichtflächen laufenden Faserelemente«. Hier sind bloß die »Säulchen« nicht so scharf abgesetzt und wohl nicht so komplex, wie beim Krebs (Fig. 9*a sa''*). Doch sind die dunklen vertikalen Verdickungen in den Schichten (*he*) gut mit den »Säulchen« vergleichbar.

Wenn ich nun diese komplexen Bildungen mit den Befunden bei der *Dytiscus*-Larve vergleiche, so wären wohl die dicken Schichten (*he*) mit senkrechter Anordnung der Waben, den ähnlich strukturierten dickeren und weniger lichtbrechenden Schichten (*he*) der *Dytiscus*-Larve zu vergleichen, und die parallelfaserigen Grenzlagen mit den Lagen (*z*) der Fig. 7. und 8.

Den gleichen Bau besitzt auch die ganze Innenlage der Cuticula. Er ist sehr schwer zu entziffern, weil er nur auf äußerst dünnen Schnitten zu erkennen ist; dickere Schnitte zeigen ein unregelmäßiges Gewirr. Es treten dann öfters in den Schichten (*he*) helle (bei tiefer Einstellung) mondförmige oder sichelförmige Figuren auf, die stets alle parallel und quer zu den Schichten gestellt sind. Im einfachsten Fall beruht die Erscheinung darauf, daß die dunkleren Pfeiler in der Querrichtung zu den Schichten bogig gekrümmt sind. Aber es ist nicht ausgeschlossen, daß hierbei auch ein gewisser spiraliger Verlauf der Wabenreihen eine Rolle spielt. Auch scheinen die Verdickungen bei Veränderung der Einstellung zu rotieren. Dieses und noch andre Tatsachen führen mich zur Überzeugung, daß das Prinzip der Schraubenspirale im Bau der Cuticula eine gewisse Rolle spielt, nur ist es sehr schwer, sich die räumlichen Verhältnisse ganz klar zu machen.

Die Hauptlage mit dem ausgeprägten Schichtencharakter findet sich in der gesamten Cuticula des Larvenleibes, auch in den Sätteln und Mulden der Falten. In der Kopfkapsel ist es nicht ganz so. Es fällt auf, daß man in der Cuticula der Kopfkapsel Stellen findet mit wunderschönem einfachen Wabenbau und gleich daneben solche mit dem gewöhnlichen komplizierteren Schichtenbau. Mehrere Schichten des feineren (einfachen) Wabenwerks gehen in die kompliziertere Struktur direkt über (Fig. 10). Die Wabenanordnung in diesen feinen einfachen Wabenschichten ist in der Flächenansicht eine deutlich kreuzstreifige mit Vorwiegen einer Richtung. Diese Bezirke der Cuticula zeigen auch Zellenzeichnung und erweitern sich gegen die Innenfläche der Cuticula. Schnitte und Totalpräparate lehren, daß diese Bezirke (Fig. 28 *b*) Kegel- oder Kuppelform haben. Was ihre Bedeutung ist, ist schwer zu sagen. Vermutlich ist die Cuticula an diesen Stellen biegsamer. Die Kreuzstreifung aber zeigt an, daß hier abweichende Zugverhältnisse herrschen; man könnte an Muskelansatzstellen denken; dies wäre auch mit der Form der Kegel (Wachstumsform) in Einklang zu bringen. Die Grenzen der Zellbezirke werden hier dadurch gebildet, daß die feinen Schichten Verdickungen bilden und diese, in eine Reihe geordnet, den Eindruck eines dunklen Striches machen.

Die Kopfkapsel zeigt aber noch andre Eigentümlichkeiten. Wie schon oben erwähnt, werden die äußeren Cuticularschichten dünner und anscheinend dichter, wobei der Wabenbau schwer sichtbar wird und die Lichtbrechung stärker. Durch diese äußeren Schichten treten nun spiralige Gebilde — »Kanälchen« — »Fasern« oder Wabenzüge aus der eigentlichen Außenlage, die eben dadurch abgegrenzt wird, daß die Kanälchen sich nicht mehr in sie verlängern. Die Flächenschnitte geben damit übereinstimmende Bilder. Erstens erscheinen in den Flächenschnitten dieser Region nahe unter der Oberfläche der Cuticula größere Waben in einer homogenen (fein wabigen?) Grundsubstanz zerstreut, Durchschnitte der erwähnten »Kanälchen« (Fig. 15). Zweitens erkennt man in vielen der größeren Hohlräumchen (wenige zeigen es nicht), exzentrisch liegende dunkle Punkte, die bei Veränderung der Einstellung rotieren (Schnitte von 3—4 μ). Es ist öfters zu sehen, daß diese »Säulchen«, wie man sie nach der Bezeichnung der ähnlichen Gebilde in der Krebscuticula (Bütschli) nennen könnte, sich in der Außenlage einer Zellenzeichnung einordnen, so daß sie den Zellinhalt erfüllen (Fig. 15). Dies Verhalten spricht sich im Querschnitt dadurch aus, daß die Kanälchen in Gruppen an die Außenlage herantreten. Diese Gebilde dürften wohl die Porenkanäle der älteren

Autoren[1] sein; ich muß ihnen aber eine derartige Bedeutung absprechen, da ihr Bau dagegen spricht. Eher müssen wir sie mit den sogenannten »Säulchen«, die »Bütschli« in der Hauptlage der Krebscuticula beschrieb, vergleichen — ein schraubiges Gebilde mit einer Centralfaser. Nur sind sie bei *Oryctes* viel feiner und der Wabenbau — »zweiter Ordnung« — unter der Grenze der Sichtbarkeit.

Ein Flächenschnitt durch die Außenlage der Kopfkapsel und noch etwas tiefer, zeigt das charakteristische Bild einer Isohypsenkarte, wo natürlich die Höhenlinien die Schichten bedeuten. Die Kopfkapsel ist außen nicht glatt und auch nicht gleichmäßig gewölbt, vielmehr ist sie granuliert und wiederholt im kleinen das Relief eines Chagrinleders. Es ist eigentümlich, daß die Schichtung auf dem Flächenschnitt viel mehr hervortritt als auf dem Querschnitt; sie ist ganz unabhängig von eventuell auftretender Zellenzeichnung und andern Bildungen. Die Zellenzeichnung tritt, wie schon oben erwähnt, sehr scharf in den Bezirken mit einfachem Kreuzwabenbau hervor. Aber auch an der inneren Grenzregion der Außenlage, da wo die Säulchenbündel herantreten, ist Zellenzeichnung zu bemerken. Schwache Vergrößerung zeigt in diesem Falle sehr deutlich punktierte Zellbezirke und relativ breite homogene Zellgrenzen. Die Punkte rotieren bei Tubusänderung und sind öfters in geschwungenem Bogen angeordnet.

An dieser Stelle muß eine Beobachtung erwähnt werden, die mich berechtigt, die scheinbar homogenen Partien der Cuticula immer für fein strukturiert zu halten. Wenn wir eine Serie von Flächenschnitten, der Kopfkapsel oder auch einen schiefen Schnitt betrachten, finden wir zunächst die Außenlage deutlich mit Zugstreifungen; dann aber kommen stark lichtbrechende und ganz homogene Schichten, in denen nur die hellen Querschnitte der Säulchen zerstreut sind. Verfolgen wir nun die Säulchen bis zu ihrem Ursprung aus der Innenlage, so sehen wir, daß sie hier in einer grobwabigen Substanz eingebettet sind. Je mehr nach außen, desto feiner werden die Waben dieser Substanz und verschwinden endlich allmählich: sie sinken unter die Sehgrenze. Man muß aber annehmen, daß auch die Partien, wo keine Waben zu sehen sind, aus solchen bestehen, die mit unsern Mikroskopen nicht wahrnehmbar sind. Im Einklang damit stehen Quellungsversuche mit Salzsäure, nach welchen in manchen »homogenen« Teilen eine schwache Wabenstruktur sichtbar wurde.

---

[1] Bei Biedermann bilden die »Säulchen« die feine Punktierung der polygonalen Felder.

Ich kochte ein Stückchen der dicken, aber geschmeidigen Körpercuticula in etwa 17%iger Kalilauge wohl 10 Minuten lang. Dann gelang es mir, allerdings nicht ohne Schwierigkeiten, die Cuticula in mäßig dicke Lamellen zu spalten, die zur Untersuchung von Flächenbildern gut verwendbar waren. Mit Zeiss Obj. 8 mm und Oc. 4 — sind die gröberen Charaktere zu studieren.

Die Cuticula ist fast überall wellig-faltig mit einer Wellenlänge von etwa 17—20 μ. Sie erscheint fein gestreift in einer Richtung, welche bei verschiedener Einstellung wechselt. Außerdem zeigen alle nicht zu dünnen Lamellen Zellenzeichnung, wobei die etwa 2 μ breiten Zellgrenzen bei hoher Einstellung hell erscheinen, aber nicht stark von der Umgebung abstehen. Die feine Streifung geht durch diese Zellgrenzen hindurch. Innere Schichten zeigen charakteristische Muskelansatzstellen. Die homogene Immersion (Apochr. 2 mm Zeiss) mit stärkeren Ocularen lehrt, daß die feine Streifung nicht so absolut scharf ist wie sie bei schwachen Vergrößerungen erscheint. Man kann nicht Fasern oder Fäserchen auf einige Strecken verfolgen, es sind nur relativ kurze Striche, die in der Gesamtheit das Phänomen der Streifung bewirken. Teilweise ist zu sehen, daß die Streifung durch ein unregelmäßiges Wabenwerk mit in die Länge gezogenen Waben bewirkt ist. Dieses Bild bekommt man bei Einstellung auf die horizontalstreifigen Grenzschichten (*z*). Bei etwas tieferer Einstellung (also auf die vertikalstreifigen Lagen mit ihren Pfeilern *he*) tritt überall eine Wabenstruktur zum Vorschein, mit geschwungenem Charakter der Anordnung; auch schwaches Rotieren der Elemente ist zu bemerken. Wenn sich zuweilen an den Rändern einzelne abgelöste Lamellen vorfinden, so sind sie so dünn, daß sie überhaupt homogen erscheinen. In Fibrillen lösen sie sich nicht auf.

Lucanus cervus (Fig. 12, 16—27, 29, 32—36).

Nachdem wir relativ einfache und kompliziertere Larvencuticulae studiert haben, wollen wir uns zum Panzer eines ausgebildeten Käfers wenden, und zwar zum »klassischen« *Lucanus cervus*, der einen sehr kompliziert gebauten Chitinpanzer besitzt.

Die Kopfkapsel, das Halsschild und die Elytren sind dunkelbraun bis schwarz und so hart, daß ich mich der Laubsäge bediente, um geeignete Stücke herauszuschneiden, in dem Fall, wo ich dies vor dem Macerieren nötig hatte; und letzteres war, wie ich bald fand, fast immer nötig. Denn maceriert man große Cuticulastücke, so kann man sicher sein, daß sich die sogenannte »Emailschicht«, die Außenlage, irgendwo

abhebt; einmal weil die Maceration in den verschieden dicken Teilen verschieden schnell fortschreitet, und die zarte Verbindungszone zerstört wird, und zweitens, weil die Außenlage etwas anders quillt und sich ausdehnt als die sehr dichte Haupt- oder »Balkenlage«, weshalb sie sich entweder in Falten legt oder ablöst. Ist aber einmal ein Riß in der Cuticula entstanden, so setzt er sich weiter fort und man bekommt nie zusammenhängende Präparate.

Die Kopfkapsel ist mit dem Halsschild durch eine tiefe eingefaltete Gelenkhaut verbunden. Dasselbe gilt für Metathorax und Abdomen, sowie alle Segmente des letzteren. Die Gelenkhäute sind dünn, durchsichtig und tragen sehr feine kegelförmige Haare (Fig. 27); letztere dienen wohl dazu, das Zusammenpappen der sehr tief in den Körper hineinragenden und immer zusammen geknüllten oder gefalteten Gelenkhäute zu verhindern.

Der Querschnitt einer solchen Gelenkhaut gleicht auffallend dem der Gelenkhäute der *Dytiscus*- und andrer Käferlarven. Sie ist geschichtet und hat eine deutliche Außenlage mit Grenzhaut. Die Außenlage kann leicht abgezogen werden und zeigt sehr einfache und klare Verhältnisse. Auf dem Querschnitt (Fig. 21) erscheint sie nur zwei Wabenreihen dick, mit einfachen, nicht ganz gleichmäßigen Waben. In der Flächenansicht bietet sie ein außerordentlich deutliches Wabenbild (Fig. 19, 20 u. 27), wie es wohl kaum an irgendeinem andern Teil der Cuticula besser zu studieren ist. Die Waben können ganz ohne jegliche besondere Anordnung sein (Fig. 20), oder sich in Reihen und Züge stellen (Fig. 19). Um die oben erwähnten kegelförmigen Haare (Fig. 27) sind die Waben sehr schön strahlig angeordnet. Die Haargebilde müssen also wohl beim Wachsen einen Zug auf die Umgebung ausüben, der sich in dieser Strahlenanordnung ausspricht.

Die dicken Anteile der Cuticula, also z. B. das Halsschild, zeigen wesentlich andre Verhältnisse (Fig. 17). Der Chitinpanzer wird hier aus zwei Lagen gebildet: einer Außenlage (a) und einer Haupt- oder »Balkenlage« (h). Die Außenlage (Emailschicht Biedermanns) ist im allgemeinen sehr deutlich wabig, mit Andeutung von Schichtung (Fig. 16), teilweise mit vertikaler oder Kreuzstreifung. Sie enthält das braune (diffuse) Pigment. Die Haupt- oder Balkenlage (h) besteht aus übereinander liegenden Schichten »von gröberen Fasern«, »Bandfasern« oder »Balken« (ba), wie ich sie nennen möchte, deren Richtung in den aufeinanderfolgenden Schichten eine verschiedene ist. Diese Balken sind, wie oben erwähnt, für *Lucanus cervus* schon von H. Meyer

(42) beschrieben und von Leydig (57) schematisch abgebildet worden. Biedermann (03) gibt auch einige Skizzen davon.

Bei *Lucanus cervus* treten diese Balkenbildungen in allen dickeren Cuticularteilen auf: Kopfkapsel, Elytren, Halsschild, inneres Skelet, Beine und Füße, Mandibel. Auch in den Abdominalplatten sind Querfalten oder Verdickungen zu finden, die nach demselben Prinzip gebaut sind.

Der feinere Bau der Außenlage (Emailschicht) ist, wie erwähnt, ausgeprägt wabig (Fig. 16) und zwar ist es ein ganz einfaches Wabenwerk, ohne jede Fibrillenbildung. An der getrockneten Cuticula läßt sich die Außenlage mit dem Messer abschaben, nicht abheben. Bei nicht starker Maceration wird sie bröckelig. Auf dem Querschnitt zeigt sie öfters auf der Oberfläche eine stark lichtbrechende Linie — die Grenzhaut (Fig. 16 *grh*) und unter ihr einen regelrechten Alveolarsaum (*alvs*). Sie ist verschieden dick und erreicht im allgemeinen $^1/_4$ der gesamten Panzerdicke. Die Waben haben die Tendenz, sich senkrecht zur Körperoberfläche zu stellen, wodurch die Vertikalstreifung entsteht, welche für die Außenlage charakteristisch ist. Bei *Cetonia aurata* beschrieb sie Biedermann[1] geradezu als Stäbchensaum.

Fig. 16 zeigt einen Querschnitt der Außenlage der Flügeldecken von *Lucanus cervus*. Die Wabenzüge und größeren Waben sind mit dem Zeichenapparat wiedergegeben. Die vertikale Streifung geht auch zuweilen in Kreuzstreifung über, kann aber manchmal auch ganz fehlen. In den tieferen Regionen ist eine feine Schichtung zu bemerken, welche für die Verbindungs- oder Grenzzone mit der Hauptlage charakteristisch ist.

Die gröberen Verhältnisse des Baues der Haupt- oder Balkenlage (Fig. 17), hat Biedermann richtig beschrieben. In den aufeinander liegenden Schichten wechseln die Balken (*ba*) ihre Richtung. Der Kreuzungswinkel ist sehr verschieden, mit dem mittleren Wert von etwa 45°. Die Balkenquerschnitte erscheinen im allgemeinen zweimal so hoch als breit; aber auch ganz flache, anderseits quadratische Querschnitte kommen vor. Ihre Ecken oder Kanten sind immer gerundet, ausgenommen in dem Fall, wo die Balken ganz dicht aneinander liegen. Öfters ist eine Kante stark zugeschärft.

Die Balken sind im allgemeinen nach innen schärfer begrenzt als nach außen (Fig. 18). Die innere (proximale) Seite jedes Balkenrechteckes ist oft gewölbt; die äußere dagegen eben. Zwischen den

---

[1] Schillerfarben bei Insekten und Vögeln. S. 231.

benachbarten Balken, senkrecht zur Cuticulaoberfläche steigen faserähnliche Gebilde empor (*zwg*). Zerzupfte Schnitte zeigen, daß diese Fasern ganz flach sind, also eher flache Bänder darstellen. Diese Faserbündel verzweigen sich, umfassen die Balken oder biegen um, und laufen nun den Schichtflächen parallel. Eigentümlich ist ihr Verhalten an Stellen, wo der Schnitt eine Balkenlage längs getroffen hat, und zwischen zwei benachbarten Balken hindurchgegangen ist. Die Faserbündel, welche in der angrenzenden Lage in den engen Spalten zwischen je zwei Balken verliefen, und daher ganz schmal waren, breiten sich nun plötzlich aus, um sich dann wieder zu verengen oder zu verlieren. Es kommt auch vor, daß einige Elemente solcher Faserbündel der Schichtfläche parallel weiterziehen. In einigen Fällen schien es mir, als ob die Faserbündel der spitz ausgezogenen Balkenkante ihren Ursprung verdanken oder von ihr verstärkt werden (Fig. 18). Man sieht öfters auf dem Querschnitte, daß zwei Balken dicht nebeneinander liegen und teilweise verschmelzen. Dies erklärt sich aus den im Flächenbild deutlich sichtbaren Anastomosen der Balken (Fig. 31).

Der geschilderte typische Bau ist überall da aufzufinden, wo die Balkenlagen stark entwickelt sind. An den Übergangszonen in die Gelenkhäute, und teilweise auch in den innersten Balkenschichten wird er undeutlicher. Die Balken verschmelzen hier zu sehr dichten Schichten (deren Dicke der Balkenhöhe gleich ist), ja man muß hier von dicken Lamellen reden, die nur ab und zu von einem Spalt durchbrochen sind, als Andeutung der Balkendifferenzierung. Dieses brachte mich zuerst auf den Gedanken, daß alle diese Bildungen secundäre Differenzierungen in einer ursprünglich gleichmäßigen, ausgeschwitzten Chitinmasse seien (also ganz im Sinne Köllikers), in welcher beim Eintrocknen oder Erhärten des chitinösen Secretes Risse entständen, deren Richtung durch die herrschenden Zugkräfte bedingt würde.

Um Flächenbilder zu erhalten bediente ich mich zweier Methoden. Einmal des Abziehens von Lamellen und zweitens der Flächenschnitte. An abgezogenen Lamellen kann man den Verlauf der Balken gut studieren; die Art und Weise wie sie anastomosieren und teilweise verschmelzen, oder sich auskeilen. Aber man erfährt auf diese Weise nicht viel mehr, als schon H. Meyer (42) gesehen hatte. Auch Biedermann gibt eine gute Schilderung von diesem Verhalten (S. 401—403). Flächenschnitte gaben mir jedoch ganz unerwartete Resultate; und besonders die eines mäßig macerierten Stücks des Halsschilds mit gänzlich erhaltener »Emailschicht«.

Die Flächenschnitte durch die Außenlage zeigten nichts besonderes. Anfangs ein unregelmäßiges, vielleicht globulitisches Wabenwerk mit dichteren (dunkleren) und helleren Flecken. Dann ein immer klarer und regelmäßiger werdendes Wabenbild mit so großen Alveolen (2 μ), daß ich sie einzeln mit dem Zeichenapparat auf Papier übertragen konnte. Ganz tief in der Außenlage, in der Übergangszone zur Hauptlage, welche so leicht durch unvorsichtige Maceration zerstört wird, trat auf einmal ein zartes Netz hervor mit annähernd hexagonalen Maschen (Fig. 22, 23, 29), welches lebhaft an das Flächenbild eines einfachen Pflasterepitheliums erinnerte. Fig. 22, die einen etwas schiefen Schnitt darstellt, zeigt das allmähliche Hervortreten dieses Netzes von rechts nach links sehr schön. Die Waben des allgemeinen Wabenwerkes zeigten beim ersten Auftreten des Netzes zunächst keine Veränderung; natürlich stellten sich die Wände der an das Netz grenzenden Waben senkrecht zu den Netzmaschen (Fig. 24), indem sie eine Art Alveolarsaum um letztere bilden. In den wenig tieferen Schnitten treten schon weitere Veränderungen ein. Das Netz erscheint in einer Richtung schwach gedehnt (Fig. 22 links), und sein Gerüst wird stellenweise viel dicker. Die Waben, welche die Zellen oder Maschen des Netzes erfüllen, erlangen nun eine etwas unregelmäßig gereihte Anordnung (Fig. 26) im Sinne der Dehnung, und in einigen größeren Waben sind rotierende Punkte nachweisbar (Fig. 25). Die Wände zwischen zwei Wabenreihen verdicken sich allmählich und bilden so eine Art Faser. Indessen haben sich die Züge des groben Netzwerks (oder Zellenwerks) stark verdickt und zwar so, daß die ursprünglich hexagonalen Felder zu länglichen ovalen und spindelförmigen bis spaltförmigen Figuren geworden sind (Fig. 29) und sich aus der hexagonalen gleichmäßigen Netzzeichnung zu anastomosierenden Balken entwickelt haben, die nach einer gewissen Richtung ziehen. Es tritt nun auch eine deutliche längsfaserige Struktur in diesen Balken hervor; auch die Fasern in den Zwischenfeldern, die nun recht gut ausgeprägt sind, ziehen in derselben Richtung (Fig. 23, 26). Die so entstandenen Balken werden nun noch dicker und verlieren ihren welligen Charakter. Sie sind nun durch mehr oder minder lange enge Spalten voneinander getrennt und nur noch durch feine Anastomosen verbunden (Fig. 23 rechts), die nie quer zu den Balken stehen, sondern immer in spitzen Winkeln zwischen ihnen verlaufen.

Wir sind nun in der Schnittserie bis in die Mitte der äußersten Balkenschicht hinabgelangt. Die Balken stehen bald enger nebeneinander, bald weiter voneinander; dementsprechend sind die Spalten

zwischen ihnen bald enger, bald breiter und das Wabenwerk zwischen den Balken breiter oder schmäler. Dies Bild ändert sich durch mehrere tiefere Schnitte nicht, nur die Anastomosen zwischen den Balken wechseln in ihrer Richtung. Wenn wir jedoch die Grenzzone zwischen den beiden ersten Balkenschichten erreichen, so bemerken wir, daß die Balken sich wieder auflösen, indem sie schmäler werden, wogegen die Spalten zwischen ihnen sich in spindelförmige oder ovale Lücken erweitern, wobei auch die Anastomosen zwischen ihnen wieder stärker hervortreten. Wir finden im allgemeinen von neuem den früheren Charakter eines Netzes mit hexagonalen Maschen (Fig. 23, Region 2), nur ist dies Netz nie so schön und regelmäßig — ich möchte sagen elegant — wie an der Grenzzone gegen die Außenlage. Gehen wir etwas tiefer, so finden wir, daß nun die andern Seiten der hexagonalen Lücken der Grenzzone sich verdicken, wodurch von neuem Balken entstehen, welche aber in einer die früheren kreuzenden Richtung verlaufen (Fig. 23, Region 3). Wieder wird nun das Innere der hexagonalen Lücken zu den Spalten und das Zwischenwabenwerk (die aufsteigenden Faserbündel) flacht sich ab. Es ist leicht zu ersehen, daß der Winkel zweier Balkenschichten schematisch 60° betragen müßte[1]. Das Netz ist jedoch immer in einer Richtung etwas gedehnt, so daß die Hexagone keine regulären sind und die Kreuzungswinkel der Balken stark variieren.

Oben erwähnte ich, daß die Balken sich nicht immer so regelmäßig in das Netzwerk auflösen. Das hängt damit zusammen, daß benachbarte Balken verschmelzen können. Die Cuticula ist ja selten eben oder regelmäßig cylindrisch gekrümmt, sondern bildet meist Flächen mit »doppelter Krümmung«; ebenso ist ja auch das Netz, worauf die Balken entstehen, nie ganz regelmäßig. Weiter unten, bei Besprechung der *Cetonia aurata*, bei der ich die Entstehung solcher Balkenbildungen studieren konnte, werden wir sehen, daß dieser Bau ganz von der Entstehungsweise abhängt und von ihr völlig bestätigt wird.

Es ist selbstverständlich, daß ich im allgemeinen keine so schematische Schnittserie bekommen konnte, wie oben beschrieben, weil die Skeletteile meist gewölbt sind. Man erhält vielmehr auf demselben Flächenschnitt die Außenlage in verschiedenen »Tiefen«, das feine Netzwerk der Übergangszone zur Balkenlage und die Balken bis auf die zweite Balkenschicht. Aber, wo ich auch Schnitte führte, an Elytren, am Schenkel, am Fuß — überall war derselbe Bau vorhanden, natürlich mehr oder minder klar hervortretend.

[1] Wie Biedermann es auch angibt.

Auch die Querschnitte bestätigen den beschriebenen Bau. Wichtig ist der Befund, daß die aufsteigenden Faserbündel des Zwischengerüstes sich beim Übergang in die Außenlage kegelförmig verbreitern (Fig. 17). Die Balkenlagen und ihre Einzelbalken stehen jedoch zu dicht nebeneinander, als daß man die Verhältnisse auf dem Querschnitt entziffern könnte. Doch könnten die eben erwähnten ausgezogenen Ecken oder Kanten der Balken, wohl als der Ausdruck der Auflösung der Balken zwischen zwei aufeinander folgenden Lagen gedeutet werden.

Über den feineren Bau der Balken ist folgendes zu bemerken. Im Vergleich zur Außenlage sind sie viel dichter und daher stärker lichtbrechend. Auf Flächenschnitten erkennt man in ihnen eine nicht sehr bestimmte Längsstreifung (Fig. 23). Da, wo sie in das Netzwerk übergehen, ist diese Streifung viel besser wahr zu nehmen (Fig. 26) und folgt allen Windungen der Balken, auch in ihre Anastomosen übergehend. Die längsgetroffenen Balken der Querschnitte zeigen dieselbe Streifung, wogegen die Balkenquerschnitte im allgemeinen homogen erscheinen. Dennoch erkennt man auf ihnen oftmals eine feine schiefe Streifung (Fig. 18). — Sehr interessante Resultate liefern die nach Bütschlis Methode im Vacuum ausgetrockneten und in geschmolzenem Kanadabalsam eingebetteten Schnitte.

Man nimmt dazu am besten einen nicht allzu dünnen Querschnitt (etwa 5—7 μ). An günstigen Stellen — also da, wo die Lufterfüllung teilweise erhalten blieb, erkennt man dann an den Balkenquerschnitten eine eigentümliche Struktur. Ein Teil der Balkenquerschnitte erscheint nämlich in zwei Richtungen schief kreuzstreifig, wobei eine der Richtungen immer vorwiegt (Fig. 35—36). In der Mittellinie der Balken, parallel dem langen Durchmesser, findet sich eine Art Riß, oder eine minder dichte Zone (Fig. 18), zu welcher sich die Streifung fiederartig ordnet, indem auf einer Seite das eine, auf der andern das andre der beiden Streifensysteme vorherrscht. Man erhält daher eine Zeichnung die einer Federfahne ähnelt. Doch können die Streifungen auch unregelmäßig ineinander greifen, ohne eine scharfe Grenze in der Mitte zu markieren. Die Streifen sind gerade oder gebogen, also zwei ineinander greifende Bogensysteme. Sie beruhen zweifellos auf der Wabenanordnung,, wie ich zur Genüge studieren konnte.

Auch die Balkenlängsschnitte sind lehrreich. Sie erscheinen, wie gesagt, längsgestreift, und die Längslinien sind miteinander durch Querbrücken verbunden, wie dies die Fig. 32—34, die sehr treu nach dem Präparat gezeichnet sind, gut zeigen. Die Streifung ist aber im

allgemeinen sehr fein, und kommt hier die Erfahrung zur Geltung, daß kurze Verbindungen zwischen kontinuierlichen parallelen Linien schwieriger zu sehen sind. Ein aus Backsteinen hergestelltes Gebäude erscheint aus der Ferne horizontal gestreift, obwohl die einzelnen Steine auch durch vertikale Nähte verbunden sind. — Durch lange Maceration, sowie Zerklopfen konnte ich es nie bewirken, daß die Balken in Fibrillen zerfielen. Ich denke mir also deren Bau so, daß es zwei Lamellensysteme sind, die sich gegenseitig unter einem Winkel von etwa 90° durchkreuzen; natürlich sind diese »Lamellen« bloß Differenzierungen eines allgemeinen feinen Wabenwerks.

So finden wir also die Balken und die Zwischengerüstsubstanz durchaus wabig strukturiert. Die aufsteigenden Faserbündel sind, wie wir sahen, Produkte des einfachen Wabenwerks der Außenlage; die Balken hängen mit ihnen innigst zusammen (Fig. 23). Untersuchen wir nun die Region, wo ein so hoch differenziertes Balkenwerk in die Gelenkhaut übergeht, so finden wir, daß dies ganz allmählich geschieht, ohne eine scharfe Grenze. Die Balken verschwinden wir haben zunächst bloß homogene Lamellen die bald die charakteristische Beschaffenheit der Larvencuticula annehmen.

Gelenkhäute, Balkenlagen, und Außenlage sind also bloß Differenzierungen in einem ursprünglichen allgemeinen Wabenwerk und unterscheiden sich wesentlich nur durch die Dichte und die besonderen Anordnungsverhältnisse dieses Wabenwerkes. Es wäre ja schon von vornherein kaum möglich anzunehmen, daß die Außenlage wabig strukturiert sei, die Hauptlage dagegen fibrillär. Außenlage und Hauptlage sind, wie gezeigt wurde, sehr innig verbunden und können und müssen im Zusammenhange betrachtet werden.

Cetonia aurata.

Bevor ich zu allgemeinen Betrachtungen übergehe, will ich darüber berichten, was die Untersuchung an noch nicht vollständig entwickelten Käfern von *Cetonia aurata* ergab[1]. Durch die Bemerkung in BIEDERMANNS Arbeit über die Schillerfarben (04) auf dies interessante Material aufmerksam gemacht, bezog ich von der Handlung »Linnaea« in Berlin eine Entwicklungsserie des Rosenkäfers. Besonders wertvoll waren für mich die unlängst aus der Puppe geschlüpften Käfer, welche noch nicht die ganze Farbenpracht der Erwachsenen besaßen; ebenso die unausgebildeten, aus dem Cocon herausgeschnittenen Käfer. Ich stell

[1] Fig. 30—31, 37—43.

nun vom Halsschild und den Elytren Querschnitte und Flächenpräparate (totale) der verschiedenen Stadien her.

Die jungen Stadien mit ganz weißer, weicher oder stellenweise (Schenkel, Halsschild Stigmen) härterer und dunkler werdender Cuticula zeigten im Halsschild die Charaktere einer Larvencuticula. Fig. 37 (schiefer Querschnitt) und 38 (Querschnitt), die nach gut gelungenen Präparaten mit Sorgfalt gezeichnet sind, zeigen sehr klar, daß der Charakter wesentlich derselbe ist, wie z. B. bei der Larve von *Oryctes nasicornis* (Fig. 9). Von eigentlicher Schichtung kann hier wohl kaum die Rede sein. Nur die Elemente des allgemeinen Gerüstwerks sind wieder abwechselnd zur Oberfläche parallel (*z*) und vertikal gestellt (*he*). Diese Cuticula zeigt sehr bestimmt, daß der feinere Bau des Chitins auf keinen Fall fibrillär gedacht werden kann.

In einem Stadium dagegen, dessen Cuticula schon etwas dunkler erschien, das Halsschild steif und glatt war und samt dem Schildchen rötlich grün schillerte, während die Ventralseite der Brustsegmente und die Füße kupferrot erschienen, zeigte das Halsschild im Flächenbild ein »wunderbar schönes Netz« wie »gestickter Tüll«[1] (Fig. 30), ein Netz von hexagonalen Maschen , gleich dem, welches wir oben in der Flächenschnittserie von *Lucanus cervus* antrafen. Ältere Stadien, die dunkler waren und stärker schillerten, zeigten dasselbe Netz; nur war das Gerüst stärker und dicker; die hexagonalen Maschen waren in längsgezogene übergegangen. Schließlich fand sich das Bild einer Balkenlage, sehr ähnlich der, welche Biedermann abbildete und beschrieb, wo die Lücken in Reihen das ganze Feld übersäen (Fig. 31). — Bei weiteren Stadien der eben ausgeschlüpften Käfer war im Halsschild schon eine zweite, tiefere Balkenlage teilweise entstanden. Auf Totalpräparaten ließ sich sehen, wie die spindelförmigen Lücken auch in die zweite Schicht übergingen, wobei sie natürlich ihre Richtung wechselten. Bei vollausgebildeten Käfern ist das Halsschild zu dunkel für Totalpräparate. Der Querschnitt zeigt aber, daß sich die Zahl der Balkenlagen schon bedeutend vermehrt hat.

In den Elytren tritt dasselbe Netz auf, aber erst auf viel späteren Stadien, wenn die Käfer schon beinahe ihren vollen Glanz erreicht haben. Die Veränderung verlief ganz wie im Halsschild. Auch hier kann kein Zweifel bestehen, daß das Netz die Anlage der ersten Balkenschicht bildet. Ich möchte hier noch etwas hervorheben, was als Bestätigung einer alten Beobachtung Köllikers gelten muß. Ich

---

[1] Bernard-Deschamps (45).

fand an den Elytren und dem Halsschild eine Oberflächenzeichnung, die teilweise aus polygonalen Feldern bestand, die ins »schuppenartige» (Leydig 57) übergingen; teilweise waren es aber schräg laufende Zickzacklinien, die von zwei gegenüber stehenden Seiten der Hexagone gebildet wurden. Kölliker (59) findet: »bemerkenswert . . . besonders die Fälle, wo die polygonalen Konturen in einer Richtung undeutlich werden, während sie in der andern bestehen bleiben, indem die hierdurch entstehende Zeichnung durch parallele, schwach zickzackförmige, gebogene Linien sehr geeignet ist, das Vorkommen einfacher Parallellinien . . . zu erklären« (S. 76).

Diese polygonale Zeichnung und auch die zickzackförmigen Parallellinien fallen mit dem Netz in den tieferen Schichten der Lage nach zusammen. Die Verhältnisse, von denen ich spreche, wurden schon von Biedermann (04) andeutungsweise beschrieben. Hierauf bezieht sich seine Fig. 3. Links (*c*) gibt er ein Flächenbild der Cuticula, die nach ihm eine Perlmutterstruktur besitzen soll. Die feinen Schüppchen sollen dachziegelartig aufeinander gelegt sein. Man kann aber hier nicht wohl von Schüppchen reden; vielmehr sind es die Zellbezirke, welche nach einer Richtung verschoben sind. Von dieser Erscheinung spricht auch Leydig, wenn er sagt, daß die Zellbezirke tafelförmig werden, ja ins schuppenartige übergehen könnten. Der überhängende Rand dieser Schüppchen ist nun gezähnelt und diese Zähnelung kann recht verschieden ausgebildet sein. Im allgemeinen erscheint sie so, wie es Biedermann abbildet. Sie kann jedoch auch viel stärker werden. —

Bekannt sind die matten Stellen an den Flügeldecken des Rosenkäfers, die wie Risse aussehen. Sie werden durch ein Gewirr von Haaren oder Fortsätzen erzeugt, die schlangenartig miteinander verschlungen sind. Ich nenne diese Gebilde ungern Haare. Sie sind ausschließlich Produkte der Außenlage und behalten in ihrem ganzen Verlauf denselben Durchmesser; am Ende sind sie einfach abgerundet. Diese Haare werden nun, wie oben bemerkt, hauptsächlich von dem gezähnelten ausgezogenen Rand der Zellbezirke gebildet; aber auch von den Zellbezirken selbst entspringen sie. — Wenn wir die rechte Seite der Biedermannschen Fig. 3 betrachten, so haben wir ein tieferes Bild vor Augen, welches das polygonale Netz der Balkenanlagen schematisch darstellt. Die merkwürdigen Figuren, die Biedermann in den Maschen zeichnet, sind die sich schon in Reihen ordnenden Waben, welche die Bündelfasern des Zwischengerüstes bilden werden. Biedermann bemerkt hierzu, daß er noch nichts von einem

Richtungswechsel erkennen kann; dies ist ja auch ganz korrekt, da auf diesem Stadium der Entwicklung nur eine Balkenschicht (Lage) vorliegt.

Wenden wir uns zu den Querschnitten, die mir den klarsten Aufschluß über das Entstehen der eben beschriebenen Strukturen gaben. Macht man einen Querschnitt durch das Halsschild im Stadium kurz vor dem Auftreten des Maschennetzes, oder durch die Flügeldecke im gleichen Stadium, so erhält man in beiden Fällen dasselbe Bild: d. h. eine mehr oder minder dicke Außenlage zum Teil mit angedeuteter Vertikalstreifung, die nach innen zu undeutlich wird. Eine stärker lichtbrechende Linie am Außenrande, d. h. Grenzhaut mit Alveolarsaum, ist immer zu sehen. Unter der Cuticula findet sich ein dem Anschein nach sehr variierendes Epithel, wie es vielfach für Insekten beschrieben wurde (Fig. 39). Charakteristisch erscheint die Basalmembran (*bm*), die sehr verschieden aufgefaßt wird, entweder als innere Cuticula, oder als Bindegewebsprodukt. Im allgemeinen stoßen die Hypodermiszellen nur ganz unmittelbar unter der Cuticula zu einer kontinuierlichen Lage zusammen (Fig. 39 u. 40).

Die Cuticula zeigt auf einem solchen Querschnitt die aus der Zellenzeichnung hervorgegangenen Schuppen (Fig. 39). Die Grenzen der Zellbezirke markieren sich in der Cuticula durch einen etwas dunkleren Strich, der bis zu den Grenzen der Hypodermiszellen hinab reicht. Dieser dunklere Grenzstrich erweitert sich sogar in der Tiefe ein wenig zu einem zuerst ganz unmerklichen Vorsprung der Cuticula zwischen die benachbarten Hypodermiszellen hinein (Fig. 43). Es scheint, als ob diese Zellen am oberen Ende gewölbt seien und die Cuticula diesen Erhebungen folge. — Ein weiteres Stadium (Fig. 39) zeigt auf dem Querschnitt, daß die Cuticula an den Grenzen der Hypodermiszellen nach innen kleine Vorsprünge besitzt, die sich als deutliche Knöpfchen erweisen. Jeder solcher Vorsprung stimmt gleichzeitig auch mit der Grenze einer Schuppe an der Oberfläche der Cuticula überein.

Wir haben also ein Epithel, dessen Chitincuticula an der proximalen Grenzfläche vorspringende Linien bildet, die mit den Zellgrenzen ler Hypodermis korrespondieren und im Flächenbilde also eine Art Netz larstellen müssen, wie wir es tatsächlich in der Cuticula fanden — ein Netz mit hexagonalen Maschen.

Die Hypodermiszellen färben sich intensiv, mit Ausnahme ihrer len Verdickungen des Chitins benachbarten Region, die viel heller ınd blasiger erscheint (Fig. 39).

Das Stadium, welches in der Flächenansicht schon eine Balkenage darbietet, zeigt, daß sich die erwähnten kleinen Vorwölbungen

bedeutend verstärkt haben und im Querschnitt (Fig. 40) zu Halbkreisen geworden sind, die zwischen die Hypodermiszellen hineinragen. Auf dickeren Schnitten dieses Stadiums ließ sich bei verschieden hoher Einstellung verfolgen, wie diese Halbkreise sich teilten und dann die nebeneinander liegenden Hälften zweier Halbkreise zusammenflossen, so daß die Halbkreise sich um die halbe Zellbreite verschoben. Diese Erscheinung findet ihre Erklärung darin, daß eben die Hypodermiszellen Chitinsubstanz an allen sechs Kanten ihres oberen Endes abgesondert haben.

Die Ausscheidung des Chitins der Halbkreise (Balkenanlagen) geht immer weiter, bis von dem äußeren Ende der Hypodermiszellen nur noch ein feiner und spitzer Fortsatz zwischen die Anlagen der ersten Balken hineinragt (Fig. 40). Letztere Fortsätze sind vielleicht dasselbe wie die chitinbildenden Fortsätze, welche verschiedene Autoren den Hypodermiszellen zuschreiben.

Der Vorgang der Balkenbildung schreitet weiter fort, indem die Fortsätze der Epidermiszellen, die zwischen die Balken hineinragen, allmählich chitinisieren, was die Färbung klar zeigt: ursprünglich färben sie sich mit Blochmannscher Lösung grünlich, später gelb wie die übrige Cuticula. In dieser Zeit ziehen sich die Hypodermiszellen etwas von der Cuticula zurück und bereiten sich vor eine zweite Balkenschicht zu bilden. Die chitinisierten Fortsätze der Hypodermiszellen, die ja in Wirklichkeit Lamellen sind, werden nun zu den aufsteigenden Bündelfasern der Balkenschichten. Beim »Eintritt« in die Außenlage, zu welcher die erstgebildete Cuticula geworden ist, breiten sie sich fächerartig aus, wie es schon von *Lucanus cervus* beschrieben wurde. Die Balkenanlagen sind nämlich im Querschnitt nicht ganz halbkreisförmig, sondern gegen die Außenlage etwas verengt (Fig. 40). Nun läßt sich auch verstehen, warum die Balken nach innen zu immer abgerundet sind, nach außen dagegen mehr ebene Begrenzung haben.

Annähernd auf denselben Stadien wurden von mir auch Verhältnisse beobachtet, wie sie die Fig. 41 und 42 zeigen. Das abgesonderte neue Chitin legt sich an der bestehenden Cuticula in Form von Tröpfchen an, war aber auch in den Zellen selbst wahrzunehmen. Plotnikoff (04) beschrieb in seiner schon erwähnten Arbeit über die Häutung der Insekten das Auftreten von Vacuolen in den Hypodermiszellen bei der letzten Häutung der Raupen von *Orgyia* und *Bombyx mor*[i] (S. 337). Die winzigen Vacuolen befanden sich dicht unter der Oberfläche der Hypodermis und bildeten eine vacuoläre Schicht. Es kamen

auch größere Vacuolen vor. Bei den Häutungen von *Papilio podalirius* und *Orgyia* waren die Vacuolen viel größer. Plotnikoff meint, daß »die Vacuolen offenbar eine Flüssigkeit enthalten«. Er scheint aber nicht ganz sicher darüber zu sein, was diese Vacuolen bedeuten und spricht sich nur für die Möglichkeit aus, daß sie sogenannte Exuvialflüssigkeit enthalten. Ich möchte diesem meine oben erwähnten Beobachtungen entgegenhalten, die den Vacuolen eine ganz andre Bedeutung zu geben scheinen. Auch ich fand bei Puppen von *Cetonia aurata* Vacuolen in den Hypodermiszellen, die an der Oberfläche der Zellen eine Lage bildeten, deren Inhalt aber stark lichtbrechend war. Diese Eigenschaft, sowie ihre Färbbarkeit stimmt mit dem Chitin der unmittelbar darüber liegenden Cuticula überein. Die beschriebenen Tröpfchen schienen zu verfließen, nachdem sie sich an der Oberfläche angesammelt hatten, indem sie eine streckenweise continuierliche Schicht bildeten. Von ihrer Bedeutung für die Häutung kann in meinem Falle nicht die Rede sein, da die Cuticula schon die definitive war — kurz vor der Balkenbildung. Ich möchte den Tröpfchen dagegen eine Bedeutung bei der Bildung — »Ausscheidung« — der Cuticula zuschreiben. Die Hypodermiszellen müßten also Stoffe aus dem Blut aufnehmen, diese verarbeiten und in sich selbst als Chitintropfen ausscheiden. — Auf mich machen auch die in Rede stehenden Vacuolen Plotnikoffs mehr den Eindruck einer zähflüssigen dicken Substanz (junges Chitin?). Das regelmäßige Verbleiben dieser Vacuolen an der Oberfläche dünkt mir ein weiterer Beweis für meine Auffassung; auch ist der Moment der Häutung derjenige, in dem sich die Cuticula sehr intensiv und rasch bildet. Was aber das allgemeine Auftreten dieser Bildungen anlangt, so muß ich die Beobachtungen von Plotnikoff völlig bestätigen. Die Vacuolen treten nur streckenweise in der Hypodermis auf. Es ist mir an einigen Präparaten gelungen, diese Tröpfchen sich sehr deutlich wie das Chitin färben zu sehen. Aber in sehr vielen Fällen war die äußere Schicht der Hypodermis streckenweise auch stark vacuolär.

Nach Plotnikoff bildet sich die Cuticularsubstanz zwischen den Fortsätzen der Zellen und ist von der Hypodermis »deutlich abgesetzt« also ein »Absonderungsprodukt«, anderseits »verlieren die Fortsätze der Hypodermiszellen distalwärts allmählich ihre Färbbarkeit, also kann die Cuticularsubstanz auch ein Umwandlungsprodukt des Protoplasma« sein (S. 346).

Dieser Meinung Plotnikoffs schließe ich mich ebenfalls an, indem ich auf die Balkenentwicklung hinweise; dabei sind die Balken selbst

stets von den Zellen scharf abgesetzt, während die peripheren Überreste der Zellen aber, ihre Fortsätze, sich nachher in die aufsteigenden Elemente verwandeln und garnicht mehr durch Färbung von der übrigen Cuticula zu unterscheiden sind, also höchstwahrscheinlich eine Umwandlung in Chitin erfahren.

Im Anschluß an die vorliegenden Untersuchungen habe ich noch eine Reihe von Präparaten von kleineren und größeren Käfern, von Libellen und Raupen durchgesehen. Überall fand ich dasselbe wie in den beschriebenen Fällen.

Einfachere Cuticulae bestehen aus feinen übereinander geschichteten Lamellen, die immer wabig sind. Sie weisen vielfach Kreuzstreifung und fast immer eine gewisse Richtung in der Wabenanordnung auf, und diese Richtung kann in verschiedenen Lagen oder Schichten wechseln. Diese Strukturen verdanken ihren Ursprung wahrscheinlich den Zug- und Druckkräften, die während dem Prozeß der Erhärtung (vielleicht Gerinnung) des Chitins tätig waren. Bütschlis Untersuchungen (189) geben zahlreiche Beispiele für die mögliche Entstehung solcher Strukturen auf diese Weise.

Was nun den Wechsel der Richtung der Balken angeht, so müssen dafür die darunterliegenden Zellen verantwortlich sein. Sehen wir ja daß nach der Bildung einer Balkenschicht die Zellen sich von der Cuticula zurückziehen, um dann eine neue Schicht zu bilden, deren Verlaufsrichtung eine abweichende ist, wobei also ein andres Seitenpaar der hexagonalen Zellgrenzen in Tätigkeit tritt. Ich muß demnach den Hypodermiszellen diese merkwürdige Fähigkeit zuschreiben, was nicht allzu auffällig sein wird, da dieses Epithel als ein sehr mobiles bekannt ist. Es sind Fälle beschrieben, wo es sich während der Häutung förmlich umlagert. Man denke auch an die Histolyse. Auch bei der Bildung der Larvencuticulae könnte das Epithel in ähnlicher Weise verschiedenartig tätig sein.

Wenn ich nun die obigen Resultate zusammenfasse, so muß ich behaupten, die Cuticula der Insekten, wie kompliziert sie auch sein mag, besteht aus einem zusammenhängenden Wabenwerk mit lockereren und dichteren Partien; die Wabenanordnung und danach die Struktur ist teils durch während der Entstehung tätig gewesene Druck- und Zugkräfte bedingt, teils durch eine wechselnde Sekretionstätigkeit der Hypodermiszellen, welche möglicherweise von in entgegengesetzter Richtung auf das Epithel wirkenden Zugkräften bedingt sein könnte.

Die Richtung der Kräfte war eine wechselnde und so ist die wechselnde Richtung der Balkenstruktur entstanden. Das Chitin

selbst ist nie »ein lebendiges Differenzierungsprodukt«, wie BIEDERMANN es annimmt, sondern vielmehr seiner Struktur nach den Gerinnungssubstanzen und der Cellulose gleich zu stellen.

Am Schlusse dieser Mitteilung spreche ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. O. BÜTSCHLI, meinen innigsten Dank aus für den Hinweis auf dieses höchst interessante Thema und für die stete Unterstützung, die er mir während der Untersuchung, die im zoologischen Institut zu Heidelberg im Jahre 1907 ausgeführt wurde, schenkte.

Moskau, im Januar 1911.

Literaturverzeichnis.

1842. H. MAYER, Über den Bau der Hornschale. Arch f. Anat. u. Physiol. (S. 12—16).

1845. C. SCHMIDT, Zur vergleichenden Physiologie der wirbellosen Tiere.

1845. BERNARD-DESCHAMPS, Recherches mikroscopiques sur l'organisation des élytres des Coléoptères.

1855. F. LEYDIG, Zum feineren Bau der Arthropoden. Archiv f. Anat. u. Physiol. S. 376—480.

1857. E. HAECKEL, Die Gewebe des Flußkrebses. Archiv f. Anat. u. Physiol. S. 469—568.

1858. A. KÖLLIKER, Untersuchungen zur vergleichenden Gewebslehre. Verhandlungen d. d. physik.-mediz. Ges. Würzburg. I. Reihe. Bd. VIII.

1864. F. LEYDIG, Über den Bau des tierischen Körpers.

1874. V. GRABER, Über eine Art fibrilloiden Bindegewebes der Insektenhaut und seine lokale Bedeutung als Tracheensuspensorium. Archiv f. mikroskop. Anatomie. T. X. (S. 124—144).

1875. M. BRAUN, Über die histologischen Vorgänge der Häutung des Flußkrebses. Arbeiten a. d. Zoolog. Inst. zu Würzburg. Bd. II.

1877. NATHUSIUS v. KOENIGSBORN, Untersuchungen über nicht celluläre Organismen. Berlin.

1882. A. N. VITZOU, Récherches sur la structure et la formation des téguments chez les Crustacées Décapodes. Arch. d. Zool. exper. et gener. Vol. X. (S. 451—579).

1882. T. TULLBERG, Studien über den Bau und das Wachstum des Hummerpanzers und der Molluskenschalen. Kongl. Svenska. Vet. Ak. Hand. Bd. XIX. S. 5—12.

882. H. VIALLANES, Recherches sur l'histologie des insectes et sur les phénomènes qui accompagnent le développement postembryonnaire de ces animaux. Ann. d. Sc. Nat. (6). T. XIV. S. 1—348.

885. A. JAWOROWSKY, Über die schlauchförmigen Anhänge bei den Nematocerenlarven. Kosmos, Lemberg. 10. Jahrg. (S. 204—224). Polnisch.

1887. A. Schneider, Über den Darmkanal der Arthropoden. Zool. Beiträge von A. Schneider. II. (S. 87—94).
1892. J. Chatin, Sur l'origine et la formation du revêtement chitineux chez les larves des Libellules. Comptes Rend. Ac. Paris. T. CXIV.
1892. O. Bütschli, Über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig.
1893. N. P. Krawkow, Über verschiedenartige Chitine. Zeitschr. f. Biologie (2) Bd. XI.
1894. O. Bütschli, Vorläufiger Bericht über fortgesetzte Untersuchungen an Gerinnungsschäumen Sphärokristallen und die Strukturen der Chitinmembranen. Verh. Nat. Ges. Heidelberg. Bd. V.
1897. E. Zander, Vergleichende und kritische Untersuchungen zum Verständnis der Jodreaktion des Chitins. Pflügers Arch. Physiol. Bd. LXVI.
1898. O. Bütschli, Untersuchungen über Strukturen. Leipzig.
1898. P. Pautel, Sur le clivage de la cuticule, en tant que processus temporaire ou permanent. Comptes Rendus Ac. Paris. T. CXXVI. p. 850—853.
1899. B. Sukatschoff, Über den feineren Bau einiger Cuticulae und der Spongienfasern. Diese Zeitschr. Bd. LXVI. Hft. 3.
1901. Vignon, Récherches sur les épithéliums. Arch. d. Zool. expérim. et génér. (3) Vol. IX. p. 371—715.
1902. N. Holmgren, Über das Verhalten des Chitins und Epithels zu den unterliegenden Gewebsarten der Insekten. Anat. Anz. 1902. S. 480—488.
1902[a]. N. Holmgren, Über die morphologische Bedeutung des Chitins bei den Insekten. Anat. Anz. Bd. XXI. S. 373—378.
1903. W. Biedermann, Geformte Sekrete. Zeitschrift für allgemeine Physiol. Bd. IV. S. 395—481.
1904. W. Plotnikoff, Über die Häutung und einige Elemente der Haut der Insekten. Diese Zeitschr. Bd. LXXVI. (S. 333—366).
1904. F. Wolf, Über Cuticulargenese und Struktur. Biolog. Centralbl. Bd. XXIV. S. 644—650, 697—722, 761—767.
1904. W. Biedermann, Die Schillerfarben bei Insekten und Vögeln. Festschrift für E. Haeckel. Jena. S. 217—300.
1904. L. F. Henneguy, Les Insectes. Paris.
1905. M. Nowikoff, Untersuchungen über den Bau der Limnadia lenticularis Diese Zeitschr., Bd. LXXVIII. S. 561—619.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen:

a, Außenlage;
a', äußerste lose Lage, auf der Außenlage aufliegend;
alvs, Alveolarsaum;
anast, Anastomosen der Balken;
ba, Balken im Querschnitt oder Flächenschnitt;
baa, Anlagen der Balken;
bm, Basalmembran;
cu, Cuticula;
grh, Grenzhäutchen;
h, Hauptlage;
he, hellere Schichten mit vertikale[r] Wabenanordnung;

hd, Hypodermis;
lba, Balken im Längsschnitt;
z, Zwischenschichten; dunklere Schichten, mit der Oberfläche der Cuticula paralleler Wabenanordnung;
zgr, Grenzen der Zellbezirke in der Cuticula;
zwg, Zwischengerüst (aufsteigende Bündelfasern) in den Balkenschichten.

Tafel XIV.

Fig. 1—8 von der *Dytiscus*-Larve.

Fig. 1. Rückenschild; Querschnitt. Obj. 2 mm. Oc. 6. Außenlage mit schwach sichtbarer äußerster lockerer Schicht *a'*.

Fig. 2. Rückenschild. Längsschnitt einer Partie nahe an der Gelenkhaut; schiefe Vertikalstreifung oder Kreuzstreifung gut zu sehen. Obj. 2 mm. Oc. 4.

Fig. 3. Querschnitt durch den Medianwulst (Muskelansatz) eines Rückenschilds. Grenzhaut scharf abgegrenzt zu sehen. Obj. 4 mm. Oc. 12.

Fig. 4. Längsschnitt der Gelenkhaut Faltung der Schichten sehr ausgeprägt, besonders in der Außenlage. Lose Außenschichten (*a'*) gut zu sehen Obj. 4 mm. Oc. 8.

Fig. 5. Sehr dünne Stelle eines Querschnittes durch das Rückenschild (Hauptlage); in den dunkleren Schichten (*z*) eine Struktur bemerkbar. Gezeichnet von einem n i c h t m a c e r i e r t e m Präparate. Obj. 2 mm. Oc. 18.

Fig. 6. Gelenkhaut. Außenlage (*a*) mit der daraufliegenden äußersten losen Schichte (*a'*), die teilweise eine Struktur zeigt. Detail zu Fig. 4. Obj. 2 mm Oc. 12.

Fig. 7. Innenlage der Verbindungshaut; Längsschnitt. Innerste Randpartie. Eine Schicht hat sich abgelöst und zeigt abgerissene Querwände der Waben. Obj. 2 mm. Oc. 18.

Fig. 8. Rückenschild. Innenlage der Medianfalte (Fig. 3) etwas schief getroffen. Randpartie. Es ist deutlich zu sehen, wie kleine Fetzchen (Wabenwände) an den abgerissenen Schichten ansitzen. Schichten (*Z*) teilweise gespalten. Obj. 2 mm. Oc. 18. Genzianaviolett. 6 B.

Fig. 9. *Oryctes nasicornis.* Larve. Kopfkapsel, sehr dünner Querschnitt. Complexe Schichten (*he*). Obj. 2 mm. Oc. 12.

Fig. 9*a*. Dasselbe Präparat wie Fig. 9. Andere Partie des Schnittes, wo Gebilde zu sehen sind, die den »Säulchen« (Bütschli) gleichen.

Fig. 10. *Oryctes nasicornis* Larve. Querschnitt der Kopfkapsel. Stelle des Überganges des einfachen Wabenbaues in komplizierteren. Obj. 2 mm. Oc. 18.

Fig. 11. *Dytiscus*-Larve. Abgezogene Lamelle des Rückenschildes in Flächenansicht. Zarter Wabenbau zu sehen. Obj. 2 mm. Oc. 12.

Fig. 12. *Lucanus cervus.* Außenlage in Kali gekocht und mit Alkoholäther behandelt. Flächenansicht. Grenzen der Zellbezirke durch größere Waben markiert. Obj. 2 mm. Oc. 12.

Fig. 13. *Dytiscus*-Larve. Außenlage. Flächenschnitt. Größere Waben in fein strukturierter Substanz eingelagert. Obj. 2 mm. Oc. 12.

Fig. 14. *Dytiscus*-Larve. Flächenschnitt durch die Hauptlage. Zellzeichnung. Zellgrenzen durch zärteres Wabenwerk angedeutet. Obj. 2 mm. Oc. 12.

Fig. 15. *Oryctes nasicornis*-Larve. Kopfkapsel, Flächenschnitt; obere

Schichten der Hauptlage. Säulchen oder Kanälchendurchschnitte Zellenbezirke andeutend. 2 mm. Oc. 12.

Tafel XV.

Fig. 16—27 von *Lucanus cervus* (Imago).

Fig. 16. Elytren. Querschnitt durch die Außenlage. Grenzhaut durch einen Alveolarsaum von der übrigen Außenlage geschieden. Schwache Kreuzstreifung. 0,2 mm. Oc. 12.

Fig. 17. Querschnitt durch die gesamte Cuticula des Halsschildes. 12 Balkenlagen übereinander; die Balken teils quer, teils schief und längs getroffen. Mäßige Vergrößerung.

Fig. 18. Zwei direkt unter der Außenlage folgende Balkenschichten. Charakteristische Form der Balken. Zwischengerüst (*zwg*).

Fig. 19. Außenlage der Gelenkhaut in Flächenansicht. Anordnung der Waben in Zügen. Obj. 2 mm. Oc. 18.

Fig. 20. Dasselbe wie Fig. 19. Sehr deutlicher Wabenbau. Obj. 2 mm. Oc. 18.

Fig. 21. Außenlage der Gelenkhaut im optischen Querschnitt. Kegelförmiger Anhang (Haar). Obj. 2 mm. Oc .18.

Fig. 22. Schenkel. Flächenschnitt. Übergangszone von der tieferen Balkenlage (links) zur Außenlage (rechts); die Balken (*ba*) lösen sich zunächst in ein hexogonales Netzwerk auf um dann ganz zu verschwinden. Obj. 2 mm. Oc. 8.

Fig. 23. Ähnlich Fig. 22. Etwas schiefer Schnitt. Übergang einer Balkenschicht in eine höhere mit verschiedener Richtung der Balken 1) tiefere Schicht; 2) Übergangszone mit Auflösung der Balken in ein hexagonales Netz, 3) nächst höhere Balkenschicht. Zwischen den Balken sehr deutliches wabiges Zwischengerüst (*zwg*). Obj. 2 mm. Oc. 6.

Fig. 24. Wie Fig. 22. Erstes Auftreten der Balken in der Tiefe der Außenlage bei sehr starker Vergrößerung. Die Waben bilden eine Art Alveolarsaum um die dichteren Balkenanlagen (*ba*). Obj. 2 mm. Oc. 18.

Fig. 25. Etwas tiefere Stelle, wo die Waben in den Maschen zwischen den Balken schon die Bandfasern des Zwischengerüstes zu bilden anfangen. Obj. 2 mm. Oc. 18.

Fig. 26. Wie Fig. 25. Die Balken zeigen eine deutliche Längsfaserung und die Waben zwischen ihnen haben schon starke Bandfasern gebildet. Obj. 2 mm. Oc. 18.

Tafel XVI.

Fig. 27. *Lucanus cervus*. Aussenlage einer Gelenkhaut mit kegelförmigen Haaren, um welche sich die Waben schön radiär anordnen.

Fig. 28. *Oryctes nasicornis*-Larve. Querschnitt durch die Cuticula der Kopfkapsel (schematisch), um den Wechsel von Partien mit geschichtetem compliziertem Bau mit kegelförmigen Bezirken (*b*) von einfachem Wabenbau zu zeigen. Obj. *aa*, Oc. 4.

Fig. 29. *Lucanus cervus*. Flächenschnitt durch die gewölbte Cuticula des Femur. Allmählicher Übergang der Balken in hexagonale Maschen. Obj. 2 mm. Oc. 2.

Fig. 30. *Cetonia aurata.* Flächenbild. Erstes Auftreten der Balken im Halsschild als hexagonales Netzwerk. Obj. 2 mm. Oc. 2.

Fig. 31. *Cetonia aurata.* Ausgebildeter Käfer. Eine vollentwickelte Balkenschicht in Flächenansicht. Obj. 2 mm. Oc. 2.

Fig. 32 u. 33. *Lucanus cervus.* Strukturierte Partien von Balkenlängsschnitten; nach Austrocknungspräparaten gezeichnet. Tiefe Einstellung. Obj. 2 mm. Oc. 18.

Fig. 34. Dieselbe Struktur bei hoher Einstellung.

Fig. 35 u. 36. *Lucanus cervus.* Strukturierte Partien aus Querschnitten von Balken nach Austrocknungspräparaten. Obj. 2 mm. Oc. 18.

Fig. 37. *Cetonia aurata.* Junge Larve. Schiefer Schnitt durch die Cuticula (3 μ). Eisenhämatoxylin nach Bütschli. Obj. 2 mm. Oc. 12.

Fig. 38. Ebenso wie Fig. 37 von andrer Stelle des Präparates. Obj. 2 mm. Oc. 18.

Fig. 39. *Cetonia aurata.* Junger Käfer. Cuticula des Halsschilds mit darunterliegender Hypodermis. Erste Balkenanlagen (*baa*). (Siehe Fig. 30.) Blochmannsche Färbung. Obj. 2 mm. Oc. 8.

Fig. 40. *Cetonia aurata.* Ein weiteres Stadium der Entwicklung, wo die Balkenanlagen sich schon zu regelrechten Balken ausgebildet haben. Obj. 2 mm. Oc. 8.

Fig. 41 u. 42. *Cetonia aurata.* Querschnitte der Cuticula samt Hypodermis während der Zeit der Chitinabsonderung. Obj. 2 mm. Oc. 8.

Fig. 43. *Cetonia aurata.* Querschnitt der Cuticula mit Hypodermis, um die Übereinstimmung der Zellbezirke der Cuticula mit den darunterliegenden Hypodermiszellen zu zeigen.



1

a'

a

h

3

grh

2

a

h

4

a

a'

h

5

he

z

7

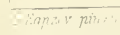
6

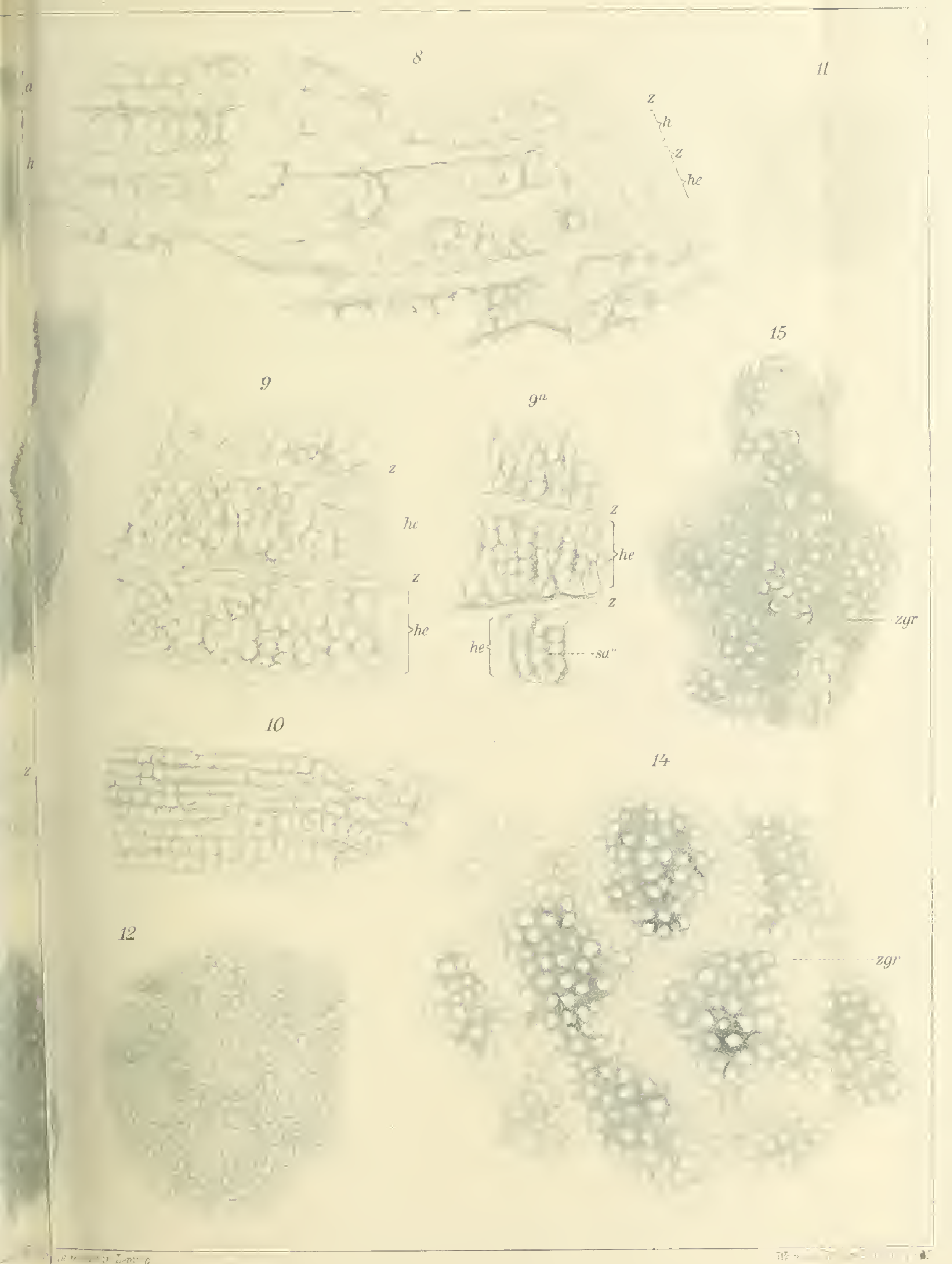
a'

a

h

13




8
11
z
h
z
he
a
h
9
9a
z
he
z
he
z
he
z
he
sa''
15
zgr
10
z
14
12
zgr


BRITISH MUSEUM NATURAL HISTORY
D Z


BRITISH MUSEUM
Z
D
NATURAL HISTORY

25

ba

24

ba

alvs

26

ba

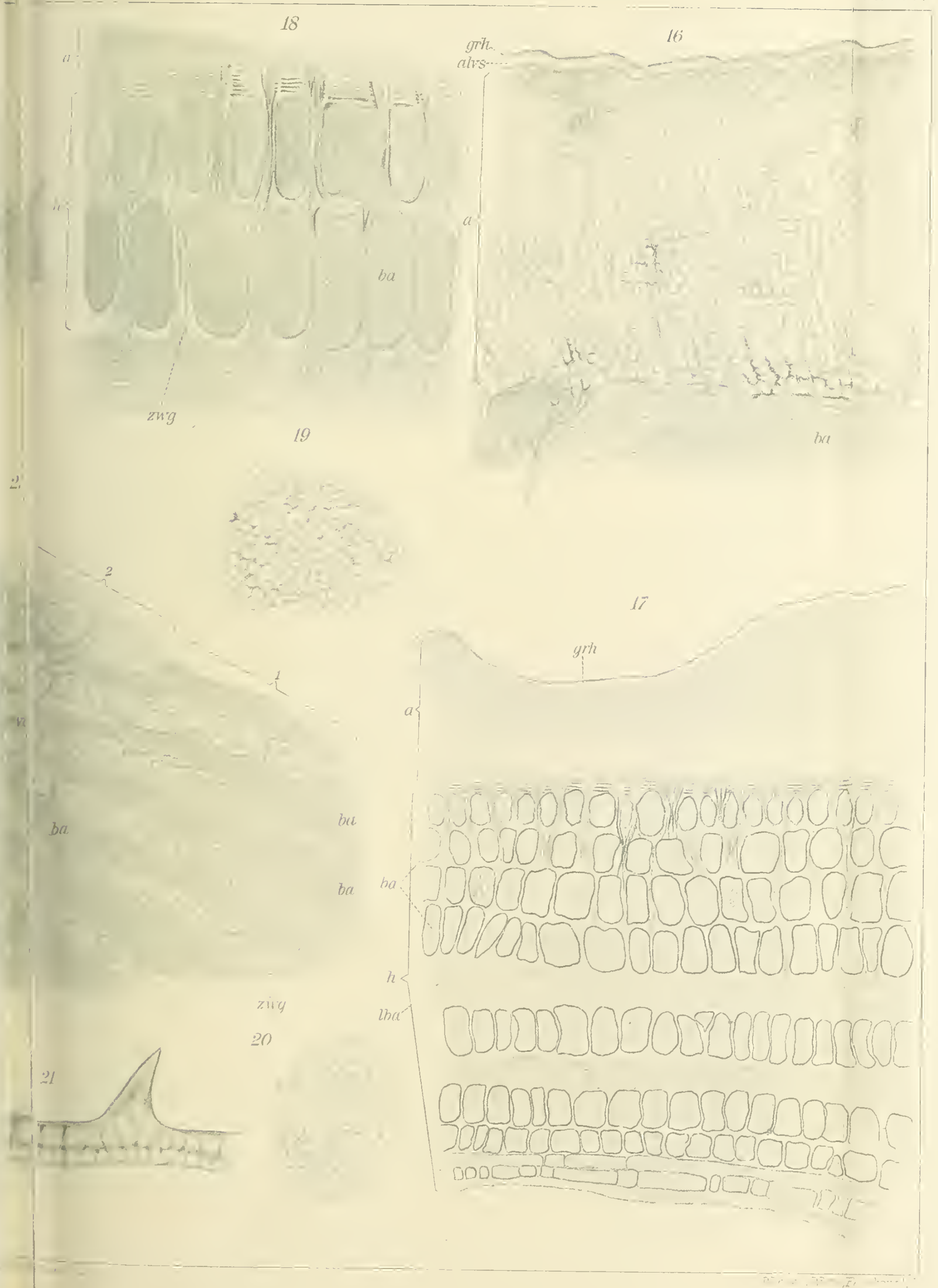
ba

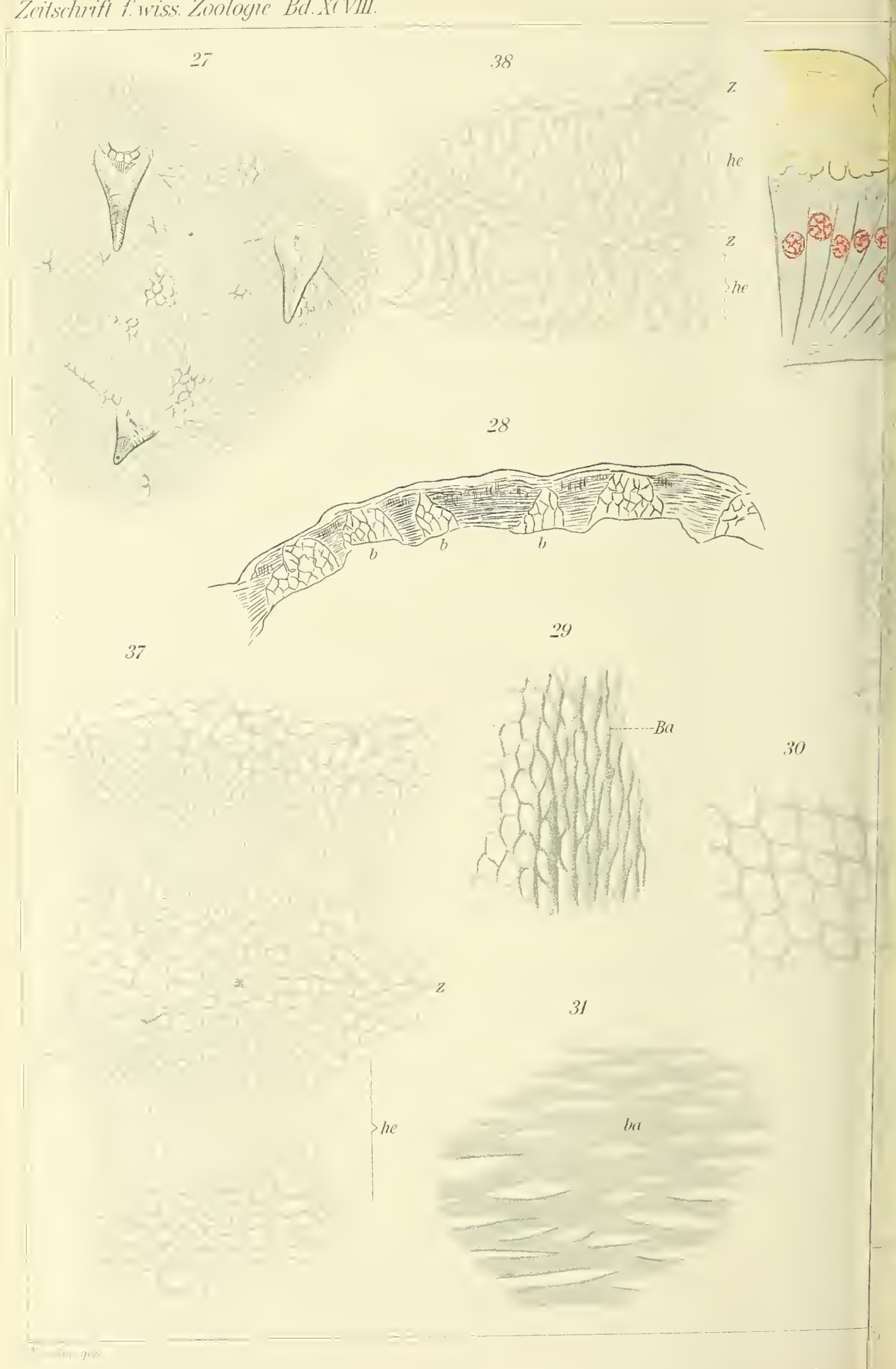
22

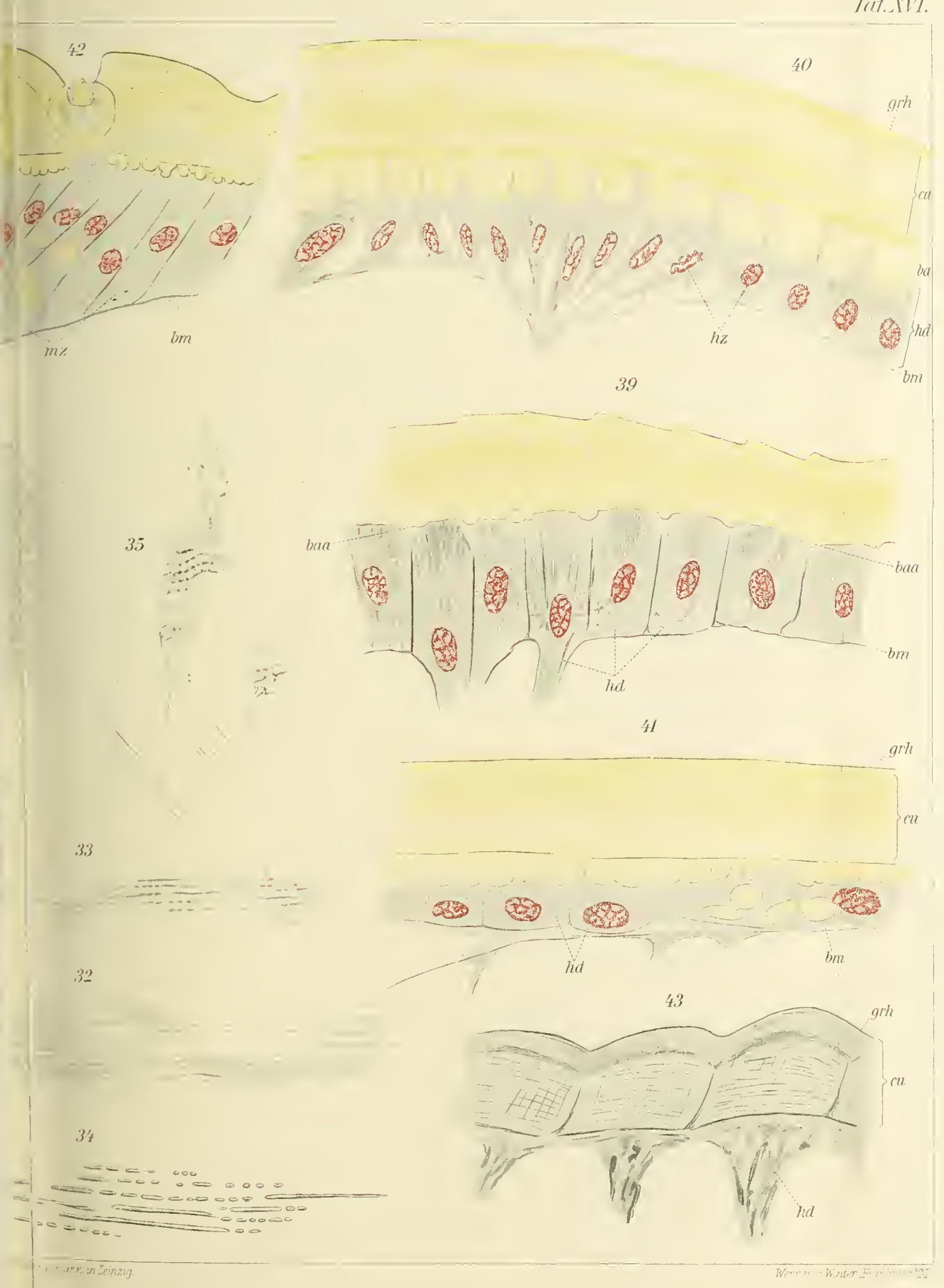
anast.

a

ba


18
16
grh
alvs
a
h
a
ba
zwg
ba
19
2
2
1
17
grh
a
ba
ba
ba
ba
h
lba
zwg
20
21


27
38
z
he
z
he
28
b
b
b
29
Ba
37
30
z
31
he
ba


Taf. XVI.
42
40
grh
cu
ba
hd
bm
hz
mz
39
35
baa
41
33
32
34
43



Über den Bau der Pantopodenaugen.

Von

Iwan Sokolow

aus St. Petersburg.

(Aus dem zoologischen Institut zu Heidelberg.)

Mit 1 Figur im Text und Tafel XVII—XVIII.

Einleitung.

Die Anregung zu der vorliegenden Arbeit gab mir Herr A. S. Schepotieff während meines Aufenthaltes an der Zoologischen Station zu Neapel 1909. Obwohl man dort verschiedene Pantopodenarten ohne besondere Schwierigkeiten bekommen kann, sind sie doch alle zu klein, um sich zu einem genaueren Studium des histologischen Baues ihrer Augen zu eignen. Deshalb beschloß ich, bei der nächsten Gelegenheit die großen arktischen Formen zur Untersuchung heranzuziehen. Dank dem liebenswürdigen Entgegenkommen der Herren V. A. Dogiel und K. M. Derjugin war ich bald im Besitz von vielen, meist gut konservierten Exemplaren mehrerer Pantopodenarten der Murmanküste (Kola-Fjord). Im Frühjahr 1910 begab ich mich nach Heidelberg, wo ich meine Untersuchungen fast bis zum Abschluß gebracht habe. Es erübrigte noch, nach der Rückkehr nach St. Petersburg, die gewonnenen Resultate an dem Material, welches mir Herr D. M. Fedotow auf meine Bitte von der Murmanküste mitgebracht hatte, zu kontrollieren. Besonders wichtig war eine genauere Untersuchung der Art *Pycnogonum littorale*, von der ich anfangs nur zwei Exemplare besaß, welche aber wegen des gröberen Baues ihrer Augen die einzelnen histologischen Verhältnisse sehr deutlich zeigt.

Ich halte es für eine angenehme Pflicht, allen genannten Herren meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. Sodann bin ich zu meinem ergebensten Dank Herrn Prof. Dr. O. Bütschli verpflichtet, der ein reges Interesse an meiner Arbeit nahm und mich während meiner Untersuchungen in jeder Richtung unterstützte; ebenso danke ich

Herrn Assistenten Dr. E. Widmann für viele technische und andre Ratschläge.

Der Bau der Pantopodenaugen ist bisher nur wenig bekannt gewesen. Vielleicht war gerade die Feinheit des Objekts — größere arktische Arten sind nicht so leicht zugänglich — die Ursache, daß man die Erforschung ihres intimeren Baues vernachlässigt hat. Dazu kommen natürlich auch manche technische Schwierigkeiten, wie z. B. die sehr dicke und widerstandsfähige Cuticula, reiche Ansammlung von Pigment usw.

Ich will meinen Untersuchungen eine kurze Übersicht der Arbeiten vorausschicken, die den Bau der Pantopodenaugen behandeln.

Obgleich die älteren Forscher die Lage der vier Augen auf dem dorsalen Höcker des vordersten Körpersegments kannten, so wußten sie doch nichts von ihrem feineren Bau. Mit dem Erscheinen der prächtigen Monographie A. Dohrns (81) begann eine neue Epoche in unsrer Kenntnis des Pantopodenbaues überhaupt. Dohrn beschrieb die Lage-, Form- und Größenverhältnisse des Augenhügels und der Augen bei sämtlichen neapolitanischen Arten. Auch machte er Schnitte durch die Augen. Wenn er manche Einzelheiten in ihrem Bau ganz richtig erkannt hat, so blieben ihm doch die feineren histologischen Verhältnisse dunkel. Er war der erste, der das Vorkommen eines besonderen paarigen Organs am Augenhügel zwischen den Augen beschrieb.

Im selben Jahre beendete Hoek (81) seine Monographie der »Challenger«-Pantopoden. Dort findet man eine Tabelle, in der für 41 Arten, unter Berücksichtigung ihrer vertikalen Verbreitung, die Anzahl Form und Lage der Augen, die Pigmentierung, Beschaffenheit de Augenhügels usw. angegeben wird. Im histologischen Abschnitt führt e mehr Details wie Dohrn an, weil er gerade die großen *Nymphon*-Arte untersuchte. Leider kann man aber mit seiner vollkommen verfehlte Auffassung der Natur der Retinazellen nicht einverstanden sein.

1891 erschien Morgans Aufsatz über die Embryologie und Phyl genie der Pantopoden. Im dritten Teil dieser Arbeit behandelt den Bau der *Phoxichilidium*-Augen ausführlich. Er unterscheidet der Richtung von außen nach innen: a. eine äußere Schicht, die Hyp- dermis, b. eine mittlere, die Retina und c. eine innere, die Pigmen- schicht. Die mittlere Schicht teilt er wieder in drei Zonen: äuße Zone, die charakterisiert ist durch ein »meshwork of fiber-like p- cesses«, mittlere Zone mit deutlich sichtbaren Kernen und vacuo- sierten Räumen und innere Zone mit »rod-like bodies or bacilli«.

spricht weiter von der bilateral-symmetrischen Anordnung einzelner Augenelemente, von dem Zutritt der Nervenverzweigungen längs einer Linie, der sogenannten »Raphe«, konnte aber weder die Innervierung der Retinazellen selbst, noch die wahre Natur der Pigmentzellen erkennen. Seine Macerationsversuche erlaubten ihm, die langgestreckte Form der Pigmentzellen klarzulegen, aber gerade das Vorhandensein langer Auswüchse bei den letzteren führten ihn zu der irrigen Annahme, daß die Pigmentzellen durch die erwähnten Fortsätze mit Nervenfasern in Verbindung stehen. MORGAN ist es unter anderm gelungen, einige Entwicklungsstadien der Augen bei *Tanystylum*-Larven zu beobachten. Seine Befunde illustriert er durch Zeichnungen, welche allerdings sehr schematisiert erscheinen. Er kommt zu dem Hauptresultat, daß die Pantopodenaugen zum invertierten Augentypus gehören. Ein Vergleich mit denen andrer Tierklassen hat ihm ergeben, daß, der Struktur der Augen nach, die Pantopoden den Arachnoideen am nächsten stehen.

Von den neueren Arbeiten sei hier schließlich noch die MEISENHEIMERS (02) erwähnt, wo die Entwicklung der Augen kurz besprochen wird.

Material und Technisches.

Zur Untersuchung dienten mir folgende Arten:

Von der Murmanküste

Nymphon stroemii Kröyer,
Nymphon longitarse Kröyer,
Chaetonymphon spinosum Goodsir,
Pycnogonum littorale Ström.

Aus Neapel

Ammothea fibulifera Dohrn (sowie andre Arten von *Ammothea*),
Phoxichilus vulgaris Dohrn.

Zur Konservierung wurden verschiedene Gemische gebraucht. Vor allem sei hier die GILSONsche Flüssigkeit, sowie Sublimat mit 5%iger Essigsäure genannt. Sodann benutzte ich für einige *Ammothea*-Arten Pikrinschwefelsäure. Die großen Murmanarten waren unter anderm mit Gemischen von KLEINENBERG und LENHOSSEK konserviert. Alle genannten Flüssigkeiten gaben mehr oder weniger gute Resultate; besonders empfehlenswert ist das Gemisch von GILSON. Der HERRMANNschen Flüssigkeit habe ich mich nur in wenigen Fällen bedient: aber nur bei dieser Konservierung gelang es, die sogenannten »Binnenkörper« in den Retinazellen deutlich hervortreten zu lassen.

Sehr störend war bei der Anfertigung von Schnitten die außerordentlich dicke und feste Cuticula, welche nur selten gestattete, daß die Schnitte glatt geführt wurden; sie riß gewöhnlich in mehrere Stücke, was natürlich zur Folge hatte, daß auch die andern Augenteile geschädigt wurden.

Ich versuchte die Cuticula zu erweichen, indem ich die isolierten Augenhügel in Salpetersäure legte, die mit Alkohol von 95% bis auf 3—10% verdünnt war. Obwohl die Objekte in 10%iger Salpetersäure 1—3 Tage und in 3%iger sogar bis 8 Tage lang verblieben, wurde dadurch nur ein sehr geringes Erweichen der Cuticula erzielt. Bessere Resultate ergab Cedernholzöl, in welchem ich die herausgeschnittenen Augenhügel vor dem Einbetten in Paraffin 1—2 Tage lang bei einer Temperatur von etwa 30—35° C liegen ließ.

Ein anderes störendes Moment war die zuweilen sehr starke Pigmentiereng der Augen. Zum Entpigmentieren benutzte ich die mir von Dr. Widmann vorgeschlagene Methode. Nachdem die Schnitte durch die üblichen Reagentien bis in Wasser durchgeführt waren, benetzte man sie nochmals sorgfältig mit Wasser und brachte sie unter eine Glasglocke. Hier ließ man in einem Schälchen durch Hinzusetzen von Salzsäure zu Kaliumchlorat freies Chlor entstehen, welches die mit Wasser benetzten Schnitte in etwa einer Stunde völlig entfärbte. Nach gründlichem Auswaschen in Wasser konnte man an ihnen beliebige Färbungen vornehmen. Bei den Objekten, auf welche die Salpetersäure gewirkt hat, war eine nachträgliche Entpigmentierung nicht mehr nötig, da die Säure das Pigment zerstörte.

Zum Färben bediente ich mich sehr verschiedener Methoden. Gute Resultate gab die Doppelfärbung mit Hämatoxylin (von Delafield) und Eosin, besonders aber mit Boraxkarmin und der Blochmannschen Flüssigkeit. Eisenhämatoxylin nach Heidenhain, oder noch besser nach Bütschli mit einer Nachfärbung mit Säurefuchsin gab ein sehr deutliches histologisches Bild. Besonders klar wurden nach letzter Methode die Nervenfasern und ihr Verlauf in den Retinazellen gefärbt. Weniger gut erwies sich die Dreifachfärbung nach Mallory. Auch andre Farbstoffe wurden von mir vereinzelt vorgenommen, so Gentianaviolett, Dahlia, Thionin usw.

Lage und Stellung der Augen.

Wie schon längst bekannt, liegen die vier Augen der Pantopoden auf einem besonderen Hügel, der in Form eines stark hervortretenden Höckers auf der dorsalen Fläche des vordersten Rumpfsegmentes steht

Die vier Augen liegen in einer Ebene, die nahezu horizontal ist, und jedes kommt je einem Quadranten zu.

Die Längsachse des Augenhügels steht entweder senkrecht zur Oberfläche des Segmentes (*Nymphon* Fig. 5, *Ammothea*), oder sie ist zu derselben geneigt und zwar in der Richtung nach hinten (*Chaetonymphon* Fig. 6, *Phoxichilus*). Dies ist dadurch zu erklären, daß bei den letztgenannten Arten der Körper vorn etwas geneigt ist, so daß der Augenhügel, wenn er senkrecht zur Körperoberfläche stünde, auch nach vorn geneigt wäre; dies hätte aber zur Folge, daß die Augenachsen nicht gleichmäßig nach allen Richtungen gerichtet sein würden, sondern die der vorderen Augen mehr nach unten, die der hinteren mehr nach oben. Durch die kaudalwärts geneigte Lage des Augenhügels wird dagegen erzielt, daß seine Längsachse im Raume doch senkrecht orientiert ist und die Augenachsen ihre übliche Richtung beibehalten.

Bei den Arten der ersten Kategorie hat der Augenhügel einen nahezu regelmäßig runden Querschnitt (Fig. 1). Bei den Arten mit geneigtem Augenhügel zeigt der Querschnitt des letzteren eine verschiedene Form: bald ist er oval, bald rechteckig mit abgerundeten Ecken (Fig. 8), bald unregelmäßig gestaltet (Fig. 3). Bei *Chaetonymphon* scheint übrigens der Querschnitt des Augenhügels keine konstanten Umrisse zu haben, da man sehr verschiedene Formen, bis zu fast vollkommen runden trifft. Bei *Pycnogonum littorale* ist der Augenhügel halbmondförmig-oval, indem der stärker gebogene Rand nach vorn blickt (Fig. 2)[1].

Die vier Augen sind nicht immer untereinander gleich groß, wie es z. B. bei *Ammothea, N. longitarse* u. m. a. der Fall ist. Schon bei *N. stroemii* sieht man, obwohl noch sehr undeutlich, daß das vordere Augenpaar etwas größer ist als das hintere. Sehr deutlich aber tritt das bei *Chaetonymphon* hervor, wo die vorderen Augen die hinteren beträchtlich an Größe übertreffen (Fig. 3). Dasselbe gilt auch für *Phoxichilus vulgaris* (Fig. 4).

Dieser Umstand steht vielleicht mit der geneigten Lage des Augenhügels im Zusammenhange. Durch die Neigung der Achse des Augenhügels nach hinten mußte die vordere Fläche desselben ausgedehnt, die hintere aber zusammengezogen werden. Es ist nicht unmöglich,

[1] Weiteres über die verschiedene Form des Augenhügels, Beschaffenheit der Augen usw. findet man auf der schon oben erwähnten Hoekschen Tabelle (S. 120). Vgl. auch Dohrn.

daß gerade aus diesen mechanischen Ursachen die vorderen Augen größer wurden und die hinteren sich verkleinerten.

Wie gesagt, liegt jedes der vier Augen in je einem Quadranten. Bei Formen mit rundem Querschnitt des Augenhügels stehen alle Augenachsen unter einem rechten Winkel zu ihren Nachbarn. Bei *Chaetonymphon* divergieren die beiden vorderen ebenso, wie die beiden hinteren Augenachsen, stärker (Fig. 3). Bei *Pycnogonum* bilden die Achsen des hinteren Augenpaares infolge der halbmondförmigen Gestalt des Augenhügels einen größeren Winkel unter sich, als die des vorderen.

Allgemeiner Bauplan der Augen.

Bei schwacher Vergrößerung erscheinen die Augen in Form von ovalen Gebilden, welche von vier Seiten den Augenhügel umgeben. Da sie am distalen Ende des Augenhügels liegen, sind sie alle ein wenig nach oben gerichtet. Was an den Augen zunächst auffällt, ist die dicke Linse. Sie hat im ganzen eine flach ovoide Form, wobei ihre längste Achse dorsoventral orientiert ist, und läßt an ihrer Innenfläche eine tiefe Rinne unterscheiden, welche außen zu liegen scheint, in Wirklichkeit aber sich innen befindet. Die Linse wird von einem hellen Saum umgeben, hinter welchem schließlich der braun-pigmentierte Augenbecher durchschimmert.

Hierbei fällt es sofort auf, daß der Augenbecher nicht die Gestalt eines regulären Rotationskörpers hat. Er besitzt zwar im allgemeinen die Form eines Kegels (als Basis muß dabei der Umfang der Linse betrachtet werden), dessen Spitze aber in der Richtung nach oben verschoben ist (Fig. 7). Diese Spitze ist oft in einen Zipfel ausgezogen. Die beiden Augen derselben Seite können zuweilen durch diese Zipfel miteinander verbunden sein (Fig. 8). Wenn der Augenhügel in Xylol durchsichtig gemacht ist, sieht man auch die Anordnung der Retinazellen, die Faserschicht unter ihnen und den Hinzutritt der Nerven.

Im auffallenden Licht zeigen die Augen einen besonderen bräunlichen Schimmer, was die Annahme hervorrufen könnte, daß man es mit der Wirkung eines Tapetums zu tun hat.

Bei äußerer Betrachtung des Augenhügels bemerkt man noch jederseits zwischen dem vorderen und dem hinteren Auge einen runden Höcker (Fig. 1, 3), das sogenannte »seitliche Sinnesorgan« Dohrns. Es hat im Profil eine unregelmäß-kegelförmige Gestalt und wurde von mir bei allen untersuchten Arten mit alleiniger Ausnahme von *Pycnogonum littorale* gefunden.

Die Oberfläche des Augenhügels ist mit zahlreichen kleinen Höckerchen bedeckt, an deren Spitzen Ausmündungen von Hautdrüsen liegen (Fig. 1 *HDr*). Sie sind am stärksten bei *Pycnogonum littorale* ausgebildet.

Bevor ich zu einer ausführlichen anatomischen und histologischen Beschreibung schreite, will ich den allgemeinen Bauplan der Pantopodenaugen kurz entwerfen. Den lichtbrechenden Teil des Auges bildet auch hier eine Cuticularlinse; sie ist in den meisten Fällen stark ausgebildet. Unter der Linse liegt die Hypodermis, welche im Gegensatz zu manchen Arthropodenaugen, besonders denen der Spinnen, nicht zu einem echten Glaskörper umgestaltet ist, sondern nur die Funktion der Linsenbildung besitzt. Weiter nach innen folgt die sehr eigenartige Schicht der Pigmentzellen. Diese sind sehr stark in die Länge gezogen und so angeordnet, daß sie mit ihren basalen Enden den ganzen Augenbecher (= »Pigmentschicht«) bilden, mit den distalen aber an die Linsenrinne befestigt sind. In dem so entstandenen abgeschlossenen Raum liegt der lichtrezipierende Teil des Auges, die Retina. Letztere besteht aus einer Reihe von Zellen, welche an ihren proximalen Enden die sogenannten »Stäbchengebilde« aufweisen, an ihren distalen aber reichlich mit Vacuolen versehen sind. Die Retinazellen werden von innen durch zahlreiche Verzweigungen des Nervus opticus innerviert, wobei diese Verzweigungen, ehe sie an die Retinazellen treten, zunächst die Pigmentschicht durchdringen müssen.

Es erübrigt uns noch zu sagen, daß die Pantopodenaugen einen bilateralsymmetrischen Bau haben, indem die Symmetrieebene durch die lange Achse des Augenovals geht. Diese Symmetrie prägt sich aus in der Anwesenheit der Linsenrinne, in der Anordnung der Hypodermis-, der Pigment- und der Retinazellen und in der Innervation des Auges längs der »Raphe«, die in der Symmetrieebene liegt.

Bei Arten, welche größere Tiefen bewohnen (von 400 Faden angefangen), werden die Augen rudimentär oder schwinden gänzlich (Hoek). Leider konnte ich Formen mit rudimentären Augen nicht untersuchen. Solch rudimentäre Augen sollen eine deutliche Linse besitzen, entbehren aber der Retina und des Pigments und sind mit einer bindegewebigen Masse erfüllt (Hoek, S. 121; bei *Nymphon robustum* Bell.).

Die Linse.

Wie schon erwähnt, hat die Linse, von außen betrachtet, einen ovalen Umriß; die lange Achse des Ovals ist dorsoventral gerichtet.

An der Linse kann man zwei Teile unterscheiden: den oberen biconvexen und den unteren[1] Teil, wo sich die Rinne befindet.

Die obere Hälfte der Linse stellt eine sehr starke Verdickung der Cuticula, welche an Schnitten bikonvex erscheint, dar. Diese Convexität ist an der Innenfläche viel stärker ausgeprägt, als an der Außenfläche. Dohrn hatte aber nicht ganz recht, als er von der Wand des Augenhügels sagte, daß sie »rund um den Augenhügel in derselben Krümmung verläuft, an den Stellen der Linsenverdickung nicht konvexer ist« (S. 44), denn eine stärkere äußere Vorwölbung der Cuticula an der Stelle der Linse ist immer wahrzunehmen (vgl. Fig. 7 bei *L*). Hier, in ihrem oberen Teil, zeigt die Linse das Maximum ihrer Verdickung Wenn man weiter nach unten (ventral) schreitet, so kommt man an die Rinne, welche die Linse an ihrer inneren Fläche von oben nach unten in zwei gleich große Hälften teilt.

Es ist seltsam, daß Morgan, der sich doch speziell mit den Pantopodenaugen beschäftigt hat, nichts von dieser Linsenrinne erwähnt. Auch auf seiner Abbildung eines Horizontalschnittes durch den Augenhügel von *Phoxichilidium* (Fig. 31 u. 32) ist die Linse als eine einfache, wenn auch sehr massive Cuticularverdickung dargestellt[2].

Dohrn hat die Verhältnisse mehr oder weniger richtig verstanden, nur scheint er die Rinne über den ganzen Verlauf der Linse, nicht allein über ihre untere Hälfte sich erstrecken zu lassen.

Die beiden Hälften der Linse, welche durch die Rinne angedeutet werden, sind innen zunächst stark und dabei fast halbkugelig gekrümmt (Fig. 9). Weiter nach unten wird diese Krümmung immer schwächer, bis die Linse allmählich in die allgemeine Chitinbedeckung übergeht.

Es wäre interessant zu entscheiden, ob die ganze Linse als lichtkonzentrierender Apparat funktioniert, oder nur der eine von ihren beiden Teilen. Ich wage diese Frage vorläufig noch nicht mit Bestimmtheit zu beantworten, denn dazu wären ja spezielle Experimente nötig. Immerhin scheint der Bau der Augen selbst noch ein gewisses Licht darauf zu werfen. Es ist nämlich am wahrscheinlichsten, daß nur der obere dicke bikonvexe Teil als eigentliche Linse funktioniert. Dafür spricht erstens die Konfiguration dieses Teiles, zweitens die Anord-

[1] »Oben«, »unten«, »Vertikalschnitt«, »Horizontalschnitt« usw. gebraucht im Sinne der gewöhnlichen Orientierung des Tieres, bei der die Augenhügelachse senkrecht gerichtet ist.

[2] Aus der Abbildung allein dürfte man noch keinen endgültigen Schluß ziehen, denn sie kann einen solchen Schnitt wiedergeben, der gerade durch den oberen, biconvexen Teil der Linse geführt war.

nung der Retinazellen, von denen die der unteren Augenhälfte immer nach oben, gegen den verdickten Teil der Linse gerichtet sind. Außerdem kann ja bei der Lebensweise der Pantopoden auf dem Meeresgrunde, wohin die Lichtstrahlen nur von oben gelangen können, nur der obere Teil der Linse besonders wirksam sein.

Der untere Teil der Linse spielt eine ganz andere Rolle und steht wahrscheinlich zu dem Sehprozeß in keinerlei Beziehung. Die sich hier befindende Rinne, nämlich, dient als Insertionsstelle für sämtliche Pigmentzellen, welche mit ihren langen und schmalen distalen Enden sich an die Rinne befestigen und von hier strahlenartig nach allen Seiten ausbreiten. Welche Bedeutung den Linsenverdickungen zu beiden Seiten der Rinne zukommt, ist unklar. Sollten sie auch als Sammellinsen funktionieren, so müßte man in jedem Auge drei Brennpunkte annehmen. Dies hätte aber eine besondere Disposition der Retinazellen zur Folge, was allerdings durch meine Beobachtungen nicht festgestellt werden konnte.

Der eben geschilderte Bau der Linse scheint bei den Pantopoden eine feste Regel zu sein, wenigstens habe ich ihn bei allen untersuchten Arten vorgefunden. Nur selten ist die Linse schwach entwickelt. So schreibt Morgan von *Pallene*: "the most noticeable difference . . . is in the absence here of any wellmarked lens. The chitin is somewhat thicker over the eye then elsewhere, but not sufficiently so to form a definite lens". Ich hatte nur ein Exemplar von *Pallene* und konnte an ihm dasselbe finden.

Da die Linse eine bloße Verdickung der allgemeinen Chitinhaut ist, läßt sie, ebenso wie diese, einen geschichteten Bau erkennen: Schichten einer stärker lichtbrechenden Substanz wechseln mit Schichten einer weniger lichtbrechenden ab. Außen ist die Linse von einer besonderen dicken Chitinschicht begrenzt (Fig. 9 *Cuta*). Der geschichtete Bau läßt sich nicht immer beobachten. Besonders der bikonvexe Teil der Linse erscheint oft homogen. Im Zusammenhange damit steht auch, daß er sich ganz anders, wie die übrige Cuticula gegen verschiedene Färbemittel verhält. So färbt er sich z. B. mit Blochmannschem Gemisch gelb, während die übrige Cuticula grün wird, mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain schwarz, im Gegensatz zu der gewöhnlichen Cuticula, welche die Farbe schlechter aufnimmt usw.

Die Hypodermis.

Wenn bei manchen Arthropoden und speziell bei den Arachnoideen die Hypodermis unter der Linse einer starken Veränderung unterliegt,

indem sie zu einem weiteren Teil des dioptrischen Apparates, zum sogenannten Glaskörper wird, bleibt sie bei den Pantopoden wenig verändert und behält hier nur ihre ursprüngliche Aufgabe, die der Linsenausscheidung.

Morgan allein hat den Bau der Hypodermis richtig erkannt und abgebildet. An seiner Zeichnung (Fig. 32, Taf. VII) sieht man, daß die Zellen der rechten und der linken Seite zueinander geneigt gestellt sind, und zwar so, daß sie mit ihren basalen (proximalen) Enden voneinander divergieren. Bei allen untersuchten Arten habe ich diese geneigte Lage der lentigenen Hypodermiszellen gefunden. In den meisten Fällen jedoch waren diese Zellen nicht in dem Grade, wie bei *Phoxichilidium* (nach Morgan) ausgebildet. Oft unterschieden sie sich überhaupt sehr wenig von den übrigen Hypodermiszellen (Fig. 10 u. 11). Stark entwickelt fand ich sie nur bei *Pycnogonum littorale.* Sie sind hier bedeutend in die Länge gezogen und erscheinen, da ihre Basen längs dem Außenrande des Pigmentbechers zusammenstoßen, an horizontalen Schnitten durch das Auge fächerartig angeordnet (Fig. 12 *Hyp*). Die innersten Zellen nehmen hierbei den am meisten gekrümmten Verlauf.

Bei den Arachniden sind die lentigenen Hypodermiszellen stark verändert. Ihr Plasma ist nur auf die Seitenwände und die Basis beschränkt, die ganze übrige Zelle dagegen von einem Secret ausgefüllt. Der Kern liegt im basalen Teil der Zelle. Infolge dieser Umgestaltung haben nun die Zellen stärkeres Lichtbrechungsvermögen erlangt und bilden alle insgesamt den sogenannten Glaskörper. Nichts dergleichen findet man bei den Pantopoden. Das Plasma ihrer Hypodermiszellen bleibt überall unverändert und ebenso behalten die Kerne ihre gewöhnliche Lage in der Mitte (Fig. 11) oder im distalen Ende der Zelle (Fig. 12). Deswegen ist schwerlich anzunehmen, daß die Hypodermiszellen in den Augen der Pantopoden irgendeine bedeutende Rolle beim Durchtritt des Lichts zum rezipierenden Teil spielen.

Da, wie wir nun wissen, die Pigmentzellen an die Linsenrinne angeheftet sind, so können die Hypodermiszellen nicht eine kontinuierlich zusammenhängende Schicht bilden, sondern werden in der Region der Rinne durch die distalen Pigmentzellenenden von einander geschieden.

Die präretinale Membran, wenn man sie hier überhaupt so nennen könnte, ist eine einfache Fortsetzung der Basalmembran der Hypodermis. Sie unterscheidet sich in keiner Beziehung von dieser und war immer nachzuweisen. Mir ist deswegen eine Auseinandersetzung Morgans nicht ganz verständlich. An einer Stelle, wo die Rede von den

lentigenen Hypodermiszellen ist, bemerkt er nämlich: "The cells are much longer, have conspicuously large nuclei, and tapering away at their inner ends into fine processes which run out to the two sides of the eye" (S. 51). Sind damit nicht die Pigmentzellen (s. weiter unten), deren größere Kerne und Disposition ungefähr mit dieser Beschreibung übereinstimmt, gemeint?

Die Pigmentzellen.

Von einer Pigmentschicht sprechen alle Autoren, welche sich mit den Pantopodenaugen beschäftigt haben, aber keiner von ihnen hat eine deutliche Vorstellung ihres Baues erlangt.

Dohrn schreibt einfach: »Die Retinazellen sind von braunem oder rötlichem Pigment dicht umgeben, so daß es am unverletzten Auge nicht gelingt, sie überhaupt zu erkennen« (S. 44). Hoek spricht nur von einer Bedeckung der Innenseite des Augenbechers mit Pigment. Morgan hat an Schnitten auch nichts weiteres unterscheiden können. Er beschreibt die "inner and pigmented layer of the eye" folgendermaßen: "This layer is composed of pigment granules, both black and yellow, and it is impossible in such sections to resolve the layer into its constituent cells" (S. 52). In der letzten Meinung kann man ihm vollkommen beipflichten, wenn es sich um Untersuchung von kleinen Formen, wie *Phoxichilidium*, *Ammothea* usw. handelt. Bei größeren Arten verhält sich die Sache anders, wie wir sehen werden.

Morgan begnügte sich nicht mit dem Studium von Schnittserien, sondern stellte auch Macerationsversuche an. Das Macerieren in der Hallerschen Flüssigkeit (5 Teile Acid. acetic. glac., 10 Teile Wasser, 5 Teile Glyzerin) erlaubte ihm, einzelne Pigmentzellen zu isolieren. Es ergab sich, daß die Pigmentzellen, abhängig von ihrer Lage eine verschiedene Gestalt aufweisen. Zellen im innersten Teil des Auges, also an der Raphe, d. h. an der Linie, längs welcher die Verzweigungen des N. opticus an den Augenbulbus herantreten, sind kurz, ebenso hoch wie breit. Je näher zu der Peripherie des Augenbulbus, desto länger werden sie. An den peripheren Zellen unterschied Morgan einen basalen, angeschwollenen und einen distalen, in die Länge gezogenen Teil, der mit einer Nervenfibrille in Verbindung stehen sollte (!): "This process seems continuous into a nerve fibril, though the process could only be traced for a short distance, and I have not succeeded in tracing it actually into such a fibril". Auch hat er »Kerne« in den Pigmentzellen gefunden, bildet sie aber nur bei den erstgenannten kurzen Zellen, dabei ziemlich undeutlich ab.

Ich will nun zunächst die Resultate meiner Untersuchungen wiedergeben und sie dann mit MORGANS Befunden in Übereinstimmung zu bringen versuchen. Lange Zeit blieb ich selbst inbetreff des eigentlichen Baues der Pigmentschicht im Unklaren. Erst nachdem ich Schnitte durch das Auge des *Pycnogonum littorale* untersucht habe, wurde mir die Sachlage verständlich. Nachher konnte ich ohne Schwierigkeit ähnliche Verhältnisse auch bei den andern Arten wiederfinden.

Die Pigmentzellen der Pantopodenaugen sind sehr eigenartig gestaltet. Sie sind stark in die Länge gezogen und lassen an sich vier Abschnitte unterscheiden, von denen jeder eine besondere Funktion leistet. Der distale Abschnitt ist dünn und lang; hinter ihm liegt der kerntragende Teil der Pigmentzelle; weiter basalwärts ist die Zelle wieder stark ausgezogen und dünn, bis schließlich der basale Teil kommt, der beträchtlich erweitert und mit Pigment angefüllt ist.

Der lange distale Abschnitt der Pigmentzelle befestigt sich mit dem freien Ende an die Linse, und zwar an die, schon oben besprochene Rinne. Hier ist er zunächst senkrecht zur Linse gestellt, macht aber bald eine Biegung und verläuft ungefähr parallel der inneren Linsenfläche bis zur Peripherie des Augenbechers. An dieser Stelle bildet die Pigmentzelle eine Anschwellung, welche gänzlich vom Kern eingenommen wird (Fig. 11, *Pzk*). Wenn man durch diese Region einen tangentialen Schnitt, also parallel der Linsenfläche, führt, so beobachtet man, daß die langen Pigmentzellenenden ungefähr in einer Ebene liegen. Ihre Anheftungsstellen werden hierbei quer getroffen und die Zellgrenzen geben zusammen das Bild eines feinmaschigen Netzes wieder. Auf Fig. 13 *PA* sieht man, daß dieses Netz eine längliche Form, welche natürlich dem Umrisse der Linsenrinne entspricht, hat. Im übrigen Teil verlaufen die Pigmentzellenenden unter der Linse so, daß sie sich von der Rinne aus strahlenartig nach allen Seiten ausbreiten (Fig. 13 u. 14); doch ist die vorherrschende Richtung hierbei die nach rechts und nach links von der Rinne und weniger nach oben oder unten. (Infolgedessen beobachtet man die distalen Enden der Pigmentzellen an horizontalen Schnitten durch das Auge viel besser, als an vertikalen.) Auf diese Weise entsteht unter der Hypodermis eine besondere Schicht von Fasern, welche somit die ganze vordere Wand des Augenbulbus darstellt. Es unterliegt keinem Zweifel, daß das, was MORGAN als Nervenfasernetz beschrieben hat, ohne weiteres mit dieser Faserschicht identifiziert werden muß. Das ersieht man schon aus seiner folgenden Beschreibung: “Immediately under the corneal hypodermis this middle

layer of the eye shows a meshwork of fiber-like processes, which are probably interlacing and anastomosing nerve-fibrils" (S. 51).

Der Teil der Pigmentzelle, welcher den Kern beherbergt, ist spindelförmig angeschwollen. Der Kern ist etwas größer, als der der Hypodermiszellen und hat in der Regel eine längliche Gestalt, wodurch er sich sofort von dem runden Kern der Retinazellen unterscheidet. Ein Nucleolus ist immer vorhanden (Fig. 11 u. 12). Alle Kerne insgesamt sind längs der Peripherie des Augenbechers angeordnet. Bei Zellen, welche den Augenbecher von außen begrenzen, sieht man sie mehr vorn, näher zur Hypodermis liegen. Bei andern Zellen treten die Kerne mehr nach innen zurück. Sehr selten findet man sie ganz hinter den Retinazellen. Da bei einzelnen Arten die Pigmentzellenschicht von verschiedener Mächtigkeit ist, so findet man dementsprechend auch die Anzahl der Kerne verschieden, die man an einem Horizontalschnitt durch das Auge sehen kann. Bei den kleinen Augen der *Ammothea* sieht man an solchen Schnitten jederseits nur einen Pigmentzellenkern (Fig. 10 *Pzk*), bei *Nymphon* schon mehrere (Fig. 11 *Pzk*), bei *Pycnogonum* schließlich findet man dieselben in großer Menge (Fig. 12 *Pzk*).

Proximal vom Kern beginnt der dritte, wiederum verengte Abschnitt der Pigmentzelle. Bei Zellen, welche näher zur Peripherie liegen, ist er kurz. Je weiter nach innen die Zellen liegen, um so länger wird dieser Teil, bis er bei den innersten Pigmentzellen sehr stark in die Länge gezogen erscheint. Die Disposition dieser fadenförmigen Abschnitte ist eine derartige, daß sie alle parallel der hinteren Fläche der Retina und ungefähr radiär zur Sehachse des Auges verlaufen. Alle zusammen bilden sie ein Netzwerk, welches nun zwischen den Retinazellen einerseits und der Pigmentschicht anderseits gelegen ist. Da die fadenförmigen Abschnitte nahe bei der Zellenbasis sich zuweilen zerfasern (Fig. 13), so wird dieses Netzwerk dadurch noch vollkommener.

Ich habe schon am Anfange dieses Aufsatzes erwähnt, daß die Augen, von außen betrachtet, einen besonderen Schimmer zeigen, welcher uns auf die wahrscheinliche Anwesenheit eines Tapetums schließen ließe. Wenn man jetzt erwägt, daß das in Rede stehende Netzwerk ein konstanter Bestandteil des Pantopodenauges ist, daß es ferner eine starke Entwicklung zeigt (man kann dieses Netzwerk sogar von außen am durchsichtig gemachten Auge wahrnehmen [Fig. 7 *Tap*]), und daß es unmittelbar hinter den Stäbchengebilden der Retina liegt, so wird es klar, daß man gerade in ihm solch ein Tapetum erblicken

muß. Übrigens würde sich kein andrer Augenteil finden, dem die Rolle des Tapetums zugeschrieben werden könnte.

Da dies Netzwerk bei allen untersuchten Arten gefunden wurde, ist es unverständlich, weswegen MORGAN nichts von ihm spricht. Unter »reticular-tissue« HOEKS muß man vielleicht die Vacuolenschicht der Retina (s. unten), oder vielleicht gerade unser Tapetum in seinem vorderen Teil verstehen.

Die Pigmentschicht s. str., d. h. das, was die früheren Autoren »Pigmentschicht« nannten, kommt dadurch zustande, daß die Pigmentzellen an ihren basalen Enden plötzlich eine starke Anschwellung erleiden (Fig. 13). Anschwellungen sämtlicher Zellen stoßen aneinander und bilden auf diese Weise eine ununterbrochene Schicht, welche die ganze innere Augenvorwölbung, den Augenbecher umkleidet. In diesen Anschwellungen der Pigmentzellen, und nur in ihnen allein, findet sich die Ansammlung von braunrotem oder gelblichem Pigment.

Das Pigment ist bei verschiedenen Arten in verschiedener Menge angesammelt. Aber auch bei Individuen einer und derselben Art existieren in dieser Beziehung sehr starke Schwankungen. Wenn das Pigment stark entwickelt ist, läßt es die Einzelheiten im Bau der Pigmentschicht gar nicht erkennen und letztere erscheint als eine einförmige, dicke, pigmentierte Lage (Fig. 24 *Psch*). Dieser Umstand erlaubte den früheren Forschern, sogar MORGAN, nicht, den Verlauf der Nervenfasern nach dem Eintritt in den Augenbecher zu verfolgen. Das läßt sich nur dann erreichen, wenn die Pigmentzellen wenig Pigment enthalten (Fig. 21), oder, wenn man das Präparat künstlich entpigmentiert hat. Ersteres ist der Fall bei den Augen von *Chaetonymphon* und *Pycnogonum*.

Oben war schon die Rede von der allgemeinen Form des Augenbechers. Hier muß nochmals seine bilateralsymmetrische Gestaltung hervorgehoben werden. Das Auge kann demnach nur durch eine Ebene, die von oben nach unten durch die Linsenrinne und perpendiculär zur Linse geht, in zwei symmetrische Hälften geteilt werden. An jeder Hälfte liegt der vertiefteste Teil des Augenbechers näher zum oberen Ende. Diese Stelle ist oft durch starke Ausbildung eines spitzen Zipfels, wie es auf Fig. 17 *AZ* zu sehen ist, ausgezeichnet.

Bei einzelnen Individuen einer und derselben Art stehen die vier Augenbecher in verschiedener Entfernung voneinander, was vielleicht vom Alter der Tiere abhängt. Manchmal stoßen alle vier Augen längs der Augenhügelachse zusammen, wie ich das z. B. bei *Nymphon stroemii* beobachtet habe. Bei *Chaetonymphon spinosum* sind die

Augen je einer Seite oft paarweise mit ihren Zipfeln verschmolzen (Fig. 8 *AZ*).

Bei *Nymphon stroemii* fand ich nicht selten an der Außenseite des Augenbechers längs der »Raphe« besondere Wucherungen, welche von Pigment erfüllt waren, im ganzen eine runde Gestalt hatten und an selbständige Zellen erinnerten (Fig. 15 u. 16 *J*). In ihnen sind oft runde, pigmentfreie Räume zu sehen, welche man gern mit Kernen vergleichen möchte. Sie stellen nichts weiteres dar, als einfache Auswüchse der basalen Teile der Pigmentzellen und liegen zwischen und zu beiden Seiten der an den Augenbulbus herantretenden Endverzweigungen des N. opticus.

Wie erwähnt, hat Morgan neben den langen Pigmentzellen auch kurze aus dem proximalsten Teil der Pigmentschicht beschrieben. Unsre Untersuchungen haben gezeigt, daß es nur langgestreckte Pigmentzellen gibt. Besonders lang sind gerade diese proximalsten Zellen. Daher drängt sich unwillkürlich die Annahme auf, ob nicht Morgan die eben erwähnten Auswüchse der Pigmentzellen als solche flache Zellen aufgefaßt hat. Als Kerne konnte er ohne weiteres die runden pigmentfreien Räume deuten. Die letztere Annahme erhält eine gewisse Stütze darin, daß Morgan die »Kerne« sehr undeutlich abbildet; außerdem sind an seinen Abbildungen der langen Pigmentzellen überhaupt keine Kerne zu finden.

Es spricht nun alles dafür, daß es Morgan bei seinen Macerationsversuchen meist nicht mit ganzen Pigmentzellen, sondern nur mit Teilen derselben zu tun hatte. An isolierten und dabei zerrissenen Zellen konnte er nicht die Art und Weise ihrer Anheftung beobachten und vermutete deswegen, daß ihre verdünnten Teile unmittelbar in die Nervenfasern übergehen. Wahre Pigmentzellenkerne scheint er überhaupt übersehen zu haben. Da ihm ferner das Studium der Schnitte durch die *Phoxichilidium*-Augen wegen ihrer Feinheit auch nicht viel geholfen hat, so erklärt es sich, weshalb seine Angaben so sehr von den meinigen abweichen.

Die Retina.

Im Innern des Augenbulbus liegt die Retina. Sie setzt sich aus zahlreichen Zellen zusammen. welche zu einer Schicht gruppiert sind. Jede Retinazelle ist in drei Abschnitte differenziert: a. den basalen, lichtrezipierenden Abschnitt, b. den mittleren, in dem sich der Kern befindet und c. den distalen, stark vacuolisierten. Da die Retinazellen zusammen eine Schicht bilden, wobei die homonomen Teile der Zellen

nebeneinander zu liegen kommen, so unterscheidet man dementsprechend in der Retina drei Schichten: a. die innere, lichtrecipierende, b. die mittlere, oder Kernschicht und c. die äußere, vacuoläre.

Infolge der Lage der Retina zwischen den langen Pigmentzellen, kommt es, daß sie mit ihrer inneren Fläche die innere Faserschicht, das sogenannte Tapetum, und mit ihrer äußeren Fläche die äußere Faserschicht berührt.

Da das Pantopodenauge nach innen zu stark vorgewölbt ist, so müssen auch die einzelnen Retinaelemente entsprechend dieser Wölbung sich ordnen. Die Stellung der Retinazellen ist außerdem auch durch die Lage des dioptrischen Teiles der Linse bedingt. Und da dieser Teil der Linse in der oberen Hälfte des Auges liegt, so müssen auch die Retinazellen dem entsprechend nach oben gegen diese Stelle hin konvergieren. Das finden wir in der Tat. Am besten erhält man über die Anordnung der Retinazellen Klarheit, wenn man einen vertikalen Schnitt durch das Auge betrachtet (Fig. 17). Dann sieht man, daß Retinazellen, welche sich im oberen Teile des Auges befinden, mehr oder weniger horizontal gelegen sind; je mehr man sie aber nach unten verfolgt, um so schiefer stellen sie sich, bis sie schließlich in der unteren Hälfte des Auges eine fast vertikale Stellung zeigen. An horizontalen Schnitten durch das Auge sieht man deshalb folgende Verhältnisse. Nur an Schnitten, die durch den oberen Teil des Auges geführt sind, erscheinen die Retinazellen längsgetroffen. Schnitte, welche tiefer durch das Auge gehen, treffen die Retinazellen schon schief, und schließlich, die alleruntersten, quer. Auf letzteren machen deswegen die Stäbchengebilde insgesamt den Eindruck eines förmlichen Gitters.

In jedem Auge ist die Anordnung der Retinazellen symmetrisch in bezug auf die Ebene, welche das Auge von oben nach unten halbiert. Diese Symmetrie hat schon Morgan beobachtet und die Linie, welche die Symmetrieebene an der Innenfläche des Auges andeutet, und längs welcher die Verästelungen des N. opticus an den Augenbulbus herantreten, »Raphe« genannt. Die Retinazellen ordnen sich nun so, daß sie zu beiden Seiten der »Raphe« mit ihren distalen Enden auseinandergehen.

Die Anzahl der Retinazellen in den Augen verschiedener Arten ist verschieden. Die absolute Größe der Augen spielt hierbei keine bedeutende Rolle; nur die Breite der Retinazellen scheint allein maßgebend zu sein. Folgende Tabelle soll uns ungefähr das Gesagte veranschaulichen. Ich habe hier zusammengestellt die absoluten

Größen der vertikalen Augenschnitte mit der ungefähren Anzahl der auf solchen Schnitten liegenden Stäbchen:

Arten	Länge des Augenschnittes	Anzahl der Stäbchen
Nymphon stroemii	0,250 mm	70
Nymphon longitarse . . .	0,120 »	45
Chaetonymphon spinosum	0,230 »	40
Pycnogonum littorale . .	0,190 »	25—30
Ammothea fibulifera . . .	0,085 »	20

Da an jedem Horizontalschnitt durch das Auge von *Chaetonymphon*, der beiden *Nymphon*-Arten und *Pycnogonum* mehrere Retinazellen zu sehen sind, so bekommt man an solchen Schnitten, welche die Retinazellen quer treffen, gewöhnlich ein Gitterbild der Stäbchengebilde. Solch ein Gitterbild kann man übrigens auch auf den Zeichnungen Morgans (Fig. 35, 36) finden.

Bei *Ammothea* und *Phoxichilus* steht es damit anders, weil die Retinazellen zu jeder Seite der »Raphe« nur in eine Reihe gruppiert sind (Fig. 10). Hier bekommt man kein Gitterbild, sondern man sieht, daß die Stäbchen senkrecht zur »Raphe« stehen. In solchen Fällen finden sich die Stäbchengebilde nur zwischen den Retinazellen einer und derselben Reihe. Zwischen den beiden Reihen aber, verläuft eine schwache dünne Linie (Fig. 19).

Bei der Betrachtung eines Gitterwerkes von Stäbchengebilden erscheint es ziemlich unregelmäßig gebaut, denn einzelne Maschen weisen sehr verschiedenartige Umrisse und ungleiche Größe auf. Die Retinazellen haben demnach nicht die regelmäßige Anordnung, wie bei den Arachniden.

Jede Retinazelle ist allseitig von Stäbchengebilden umgeben. Da die Zellen im Querschnitt polygonal sind, so hat das Stäbchengebilde an jeder Zellenfläche die Gestalt einer Platte, die parallel der Zellenlängsachse gerichtet ist. Diese Platten sind in ihren basalen Teilen miteinander verschmolzen, wodurch das erwähnte Gitterbild erreicht wird. Weiter distal heben sie sich schon etwas voneinander ab. Hier sieht man an Querschnitten die Durchschnitte der Stäbchengebilde isoliert voneinander (Fig. 18).

Da die Stäbchengebilde nur dem basalen Teil der Retinazellen zukommen, so stoßen letztere in ihrem distalen Teil unmittelbar aneinander. Immerhin bleibt aber zwischen ihnen eine scharfe Grenze sichtbar. Diese Zellgrenzen, welche an Schnitten in Form von Fäden

erscheinen und, so zusagen, die Fortsetzung der Stäbchen vortäuschen, haben infolgedessen Hoek Anlaß gegeben, sie für wahre Auswüchse echter Stäbchen zu halten: "Those parts of the rods which are directed towards the fibres of the optic nerve are thicker and terminate abruptly, bearing at the other extremity a long and filamentary appendage; while in other preparations the retina elements which I isolated show the form figured in Plate XXI, fig. 5 *viz.* rods which imperceptibly pass into thread-like appendages. In these retinal elements I failed to observe any trace of the presence of nuclei. The thread-like appendages of the rods extend till they reach the cuticular lens" (S. 123). Hoek beschreibt nicht näher, wie er die »Stäbchen« isoliert hat.

Bei starken Vergrößerungen beobachtet man, daß die durchschnittenen Stäbchengebilde eine deutliche Streifung zeigen, wobei dunklere Streifen ohne bestimmte Regelmäßigkeit mit helleren alternieren. Bei der Anwendung der Immersionssysteme offenbart es sich, daß diese Streifung auf den wabigen Bau der Stäbchengebilde zurückzuführen ist.

Wie bekannt, ist eine solche wabige Struktur der »Stäbchen« eine ziemlich verbreitete Erscheinung bei den Arthropodenaugen. Es genügt schon auf die Arbeit Widmanns (08) hinzuweisen, wo man auch S. 279 mehrere Angaben über die betreffende Literatur findet.

Die Untersuchung des feinsten Baues der Stäbchengebilde führte mich zu ähnlichen Resultaten, wie Widmann. Bei den Augen der Pantopoden fällt zunächst, ebenso wie bei den Araneinen, der »infolge seiner dunkleren Färbung und starken Lichtbrechung« (Widmann, S. 278) ausgezeichnete sogenannte »Cuticularsaum« auf, d. h. das eigentliche Stäbchengebilde zwischen den Retinazellen. In seiner Genesis muß dieser Cuticularsaum auf eine besondere Ausscheidung der Retinazellen zurückgeführt werden. In den meisten Fällen setzt sich dieser Cuticularsaum im Durchschnitt aus einer Reihe von Waben zusammen (Fig. 25 *cs*). Diese Waben haben dicke Wandungen und sind infolgedessen stark färbbar und lichtbrechend. Dank der verschiedenen Dicke der Wandungen einzelner Waben, sehen die letzteren bald dunkler, bald heller aus, was die obenerwähnte Streifung hervorruft. In einigen Fällen beobachtete ich, daß die Stäbchengebilde aus zwei Wabenreihen bestanden. Das erklärt sich aber wohl dadurch, daß der Schnitt, infolge seiner Richtung schief zur Fläche des Stäbchengebildes, zwei Reihen von Waben getroffen hat (Fig. 27).

Zu beiden Seiten des Cuticularsaums, also schon im Bereich der Retinazellen selbst, zieht sich ein heller Saum hin (Fig. 25, *As*). Er ist ebenfalls aus Waben zusammengesetzt. Nur sind diese Waben viel

dünnwandiger. Außerdem sind sie regelmäßig senkrecht zur Oberfläche des Cuticularsaums gestellt und bilden das, was man einen »Alveolarsaum« nennt. Durch diese regelmäßige Lage der Wabenwände senkrecht zur Oberfläche des Cuticularsaums erhält man den Eindruck einer feinen Strichelung. Dieselbe hat R. HESSE (01) Anlaß gegeben, die Alveolarsäume als besondere »Stiftchensäume« anzusehen, unter welchem Namen er Reihen von sehr feinen freien Neurofibrillenenden im Körper der Retinazellen versteht. Seine Meinung wurde schon von mehreren Forschern, unter andern auch von WIDMANN, angefochten, und es unterliegt keinem Zweifel, daß die sogenannten »Stiftchensäume« nur auf die strukturellen Verhältnisse des Plasmas der Retinazellen zurückzuführen sind. Bei den Spinnenaugen ist es besonders leicht den Eindruck von »Stiftchensäumen« zu bekommen. Wenn man die Zeichnungen WIDMANNS (Fig. 9 u. 10 *alv*) betrachtet, so sieht man, daß die Alveolarsäume nicht einfach sind, sondern sie bestehen aus senkrecht zu den Cuticularsäumen (*cs*) gestellten, fast gleichgroßen Alveolen, die in drei bis vier Reihen stehen« (S. 278). Gerade wegen dieser Anordnung der Alveolen in drei bis vier Reihen werden die Grenzlinien zwischen je zwei perpendiculär zum Cuticularsaum gestellten Alveolensäulen besonders lang und ergeben alle zusammen um so deutlicher das Bild von »Stiftchensäumen«. In den Pantopodenaugen verhält sich die Sache einfacher. Hier bestehen die Alveolarsäume nur aus einer einzigen Reihe von Alveolen, und man überzeugt sich deswegen an diesem Objekt um so leichter davon, daß die Annahme besonderer »Stiftchensäume« nicht gerechtfertigt ist.

Wenn die Augenschnitte in Wasser untersucht wurden, so erschienen die Alveolarsäume infolge der veränderten Lichtbrechung nicht heller, sondern dunkler, als das anliegende Zellplasma (Fig. 26).

Das axiale Zellplasma zeigt auch einen wabigen Bau, nur sind die einzelnen Alveolen kleiner, als die der Alveolarsäume, und ohne bestimmte Ordnung verteilt. An Stellen, wo mehrere Alveolen einander berühren, den sogenannten Knotenpunkten, liegen feine Körnchen eingelagert. Einzelne Körnchen sind von sehr verschiedener Größe (Fig. 26).

An Querschnitten durch die basale Hälfte der Retinazellen sieht man fast immer in der Mitte jeder Zelle einen deutlich ausgesprochenen dunklen Punkt. Das ist die durchschnittene Nervenfibrille, welche entlang der Achse der Retinazelle verläuft und von der weiter unten noch die Rede sein wird.

Bei *Ammothea* fand ich an einem Exemplar, welches mit HERRMANNscher Flüssigkeit fixiert war, in der Gegend zwischen den distalen

Stäbchenenden besondere Einschlüsse, die durch ihre stärkere Färbung deutlich hervortraten. Sie haben das Aussehen kugeliger Massen, die aus unregelmäßigen Körnchen bestehen. Im ganzen erinnern diese Einschlüsse an Gebilde, welche Nowikoff (08) in den Retinazellen des Medianauges der Ostracoden gefunden und unter dem Namen der »Binnenkörper« beschrieben hat. Über ihre Funktion ist schwer etwas zu sagen. Nowikoff meint, daß sie »keine spezifischen Bestandteile der Sehzellen sind und bei der Lichtrezeption keine Rolle spielen« (S. 86). Ob diese »Binnenkörper« außer *Ammothea* auch noch andern Pantopodenarten zukommen, vermag ich nicht zu entscheiden. Vielleicht können sie nur mit Hilfe von bestimmten Fixierungs- oder Färbemethoden entdeckt werden.

Die mittlere Schicht der Retina ist dadurch charakterisiert, daß in ihr die Kerne der Retinazellen liegen. Die Kerne sind groß, rund oder zuweilen etwas oval und mit einem Nucleolus, der in einem feinen Chromatingerüst ruht, versehen (Fig. 23).

Die »ganglion cells« der Retina, welche Hoek beschrieben hat, sind nichts andres als die Retinazellkerne, was bei der Betrachtung seiner Zeichnung (Fig. 4, Taf. XXI) sofort klar wird. Seine Beschreibung, daß »the ganglion cells have also filamentary appendages, which pass between the filaments of the rods" (S. 123), bezieht sich wahrscheinlich einfach auf die Retinazellgrenzen, wie es auch bei den »Stäbchen« der Fall war.

Das äußerste Drittel der Retinazellen ist reichlich mit runden, vacuolenähnlichen Räumen ausgestattet. Solche Vacuolen können von sehr verschiedener Größe sein. Wenn sie klein sind, so sind sie in Mehrzahl in einer Retinazelle vorhanden. Bei Arten mit großen Vacuolen nehmen sie die ganze Breite der Zelle ein.

Die Vacuolen sämtlicher Retinazellen bilden zusammen eine Vacuolenschicht, die bei allen von mir untersuchten Pantopodenarten vorhanden war. Nur bei der kleinen *Ammothea* war sie äußerst schwach ausgesprochen. Am mächtigsten ist die Vacuolenschicht bei *Chaetonymphon* entwickelt, wo die einzelnen Vacuolen auch sehr groß und unmittelbar aneinander gelagert sind. Ungefähr dasselbe sieht man bei *Pycnogonum littorale* (Fig. 12 *Vac*). Bei *Nymphon longitarse* findet man zahlreiche, aber bedeutend kleinere Vacuolen, die im Zellplasma zerstreut liegen (Fig. 11 *Vac*).

Die Vacuolen sind schon von früheren Forschern beobachtet worden. Wenn Dohrn nichts von ihnen spricht, so ist dies nur dadurch zu erklären, daß er nur kleine Pantopodenarten untersucht

hat. Aber bei Hoek findet sich folgende Beschreibung: "When the same (tangential) section passes through the lateral part of the eye another structure is observed (fig. 2), *viz.* a mass of reticular tissue, with numerous ganglion cells in its meshes, not unlike but a little smaller, than those between the rods of the retina. Empty cavities, from which, perhaps, ganglion cells have dropped, are observed in it." Die erwähnte Zeichnung 2 auf Taf. XXI gibt ungefähr dasselbe Bild der Vacuolen wieder, wie wir es gefunden haben. Morgan äußert sich noch bestimmter: "There are large vacuoles lying amongst the nuclei, but I have been unable to determine whether these are artefacts or natural to the eye. But I can scarcely believe them to be artificial products, as they seem to be constantly found on this part of the eye, and show no evidence of being due to tearing of the sections."

Da ich die Vacuole bei den meisten Pantopodenarten gefunden habe, so mag der Zweifel Morgans, ob es vielleicht Kunstprodukte wären, gänzlich zerstreut erscheinen und die Vacuolenschicht muß somit als ein charakteristischer Bestandteil des Pantopodenauges angesehen werden.

Die konstante Vacuolenschicht muß natürlich irgend eine wichtige Bedeutung haben. Der Wahrheit am nächsten scheint mir folgende Deutung zu sein. Wenn man bedenkt, daß ein echter, d. h. aus der Hypodermis hervorgegangener Glaskörper — ein sonst wichtiger dioptrischer Teil des Sehapparates — den Pantopoden vollkommen fehlt, denn die Hypodermiszellen unter der Linse sind fast gar nicht umgestaltet, so liegt die Vermutung nahe, daß die ganze Vacuolenschicht solch einen Glaskörper gewissermaßen ersetzt und zusammen mit der Linse die Funktion des dioptrischen Apparates übernommen hat.

Am Schluß dieses Abschnittes möchte ich noch erwähnen, daß auf den Zeichnungen Morgans die Grenzen der Retinazellen gar nicht angegeben sind, während sie doch bei allen von mir untersuchten Arten immer sehr deutlich zu sehen waren (und von Hoek sogar als »appendages« der Stäbchen beschrieben wurden). Morgans Macerationspräparate haben eine merkwürdige Form der Retinazellen gezeigt, welche sehr wenig mit meinen Befunden übereinstimmt. Besonders seine Figuren 40 und 41 zeigen so dünne und lang ausgezogene Retinazellen, daß man eher sagen möchte, hier lägen Pigmentzellen als Retinazellen vor. Es ist möglich, daß eine solche Form auf die umgestaltende Wirkung der Macerationsflüssigkeit zurückzuführen ist. Über die dünnen Anhänge an den distalen Enden der Retinazellen vgl. unten.

Die innere Augenmembran.

An der innern Oberfläche wird jeder Augenbecher von einer besondern Membran begrenzt. Auf sie hat schon Hoek hingewiesen, indem er sagte: "This outer (in bezug auf den Augenbulbus selbst) surface is invested by a thin chitinous cuticle, which is minutely (longitudinally) striped; round the circumference it is in connection with the chitinous skin of the animal" (S. 123). Diese Membran muß als eine Ausscheidung der basalen Enden der Pigmentzellen betrachtet werden, denn sie legt sich immer dicht an dieselben an (Fig. 12 u. 13, *M*). Sie existiert bei allen Pantopodenarten, ist aber nicht immer leicht zu finden. An einigen Präparaten (wie z. B. bei *N. stroemii*) sieht man noch besondere Kerne, welche sich vollständig der Membran anlegen. Solche Kerne gehören entweder Lymphocyten an, oder der zarten Bindegewebshülle, welche alle Organe im Innern des Augenhügels überzieht.

Die Innervation.

Das Cerebralganglion schickt jederseits einen Nervus opticus nach oben ab. Diese Nerven sind anfangs ziemlich dick und verlaufen eine gewisse Strecke nach oben und zu beiden Seiten etwas auseinandergehend. Dann verzweigen sie sich zu vier Nerven, von denen jeder zu je einem der vier Augen verläuft. Sehr bald zerfällt jeder Nerv in eine größere Anzahl dünnerer Ästchen, welche ihrerseits noch weitere Verzweigungen aufweisen können. Schließlich treten alle Endverzweigungen an die innere Oberfläche des Augenbechers, und jeder der zahlreichen Nerven durchdringt die Innenmembran und die Pigmentschicht. Die Anordnung der Endverzweigungen ist eine derartige, daß sie alle in einer Ebene, nämlich in der Symmetrieebene des Auges liegen. Daher erscheinen die Querschnitte einzelner Nervenfäden, wenn durch die betreffende Stelle ein Schnitt geführt wird, in einer geraden Linie angeordnet. Diese Verhältnisse sind von Morgan ganz richtig aufgefaßt worden: "the optic nerve, before it reaches the eye, breaks up into several branches, and the branches enter the eye along its inner surface and along a line corresponding approximately to that of the raphe. The nerve branches disappear in the pigment covering the inner surface of the eye, and cannot be followed farther" (S. 51).

Ein besonderes Ganglion vor der Gabelung jedes Nervus opticus wie es Dohrn beschreibt, habe ich nicht finden können. Übrigen

schildert auch Hoek ein ähnliches Ganglion im rudimentären Auge von *Nymphon robustum*. Vielleicht kommt dieses Ganglion nur einigen wenigen Arten zu.

Den früheren Autoren gelang es nie, den Nerveneintritt in den Augenbecher und die Innervation der Retinazellen zu beobachten. Daran war immer die dichte Pigmentschicht schuld, in welcher der weitere Verlauf der Nervenenden nicht wahrzunehmen war. Ich kann dagegen nur sagen, daß es bei den großen Pantopodenarten, sogar bei reicher Ansammlung von Pigment, fast immer möglich war, den Gang der Nerven in der Pigmentschicht zu verfolgen. Einzelne Nervenfäden gehen nämlich, ganz gerade in perpendiculärer Richtung zur Pigmentschicht und durch dieselbe hindurch. Aus der Pigmentschicht gelangen sie in die innere Faserschicht, das sogenannte Tapetum, und hier zerfällt jeder Nerv in die einzelnen Nervenfasern, aus denen er zusammengesetzt war. Nachdem die Nervenfasern das Tapetum durchbrochen, verlaufen sie von dieser Stelle strahlenartig nach allen Seiten und jede von ihnen tritt an die Basis einer der benachbarten Retinazellen. Da die Endverzweigungen des N. opticus in einer Ebene angeordnet sind und da jede dieser Endverzweigungen, welche ihrerseits Bündel von mehreren Nervenfasern darstellen, in ihre einzelnen Konstituenten zerfällt, die nur zu einer geringen Anzahl von Retinazellen herantreten, so stellt es sich heraus, daß alle Retinazellen insgesamt, sozusagen, gruppenweise innerviert werden. Diese Gruppen der Retinazellen sind an der Zahl den Endverzweigungen des N. opticus gleich und demnach ebenfalls in eine Linie angeordnet (Fig. 20, 21).

Von der Basis aus dringt die Nervenfaser in das Innere der Retinazelle ein und verläuft dort entlang ihrer Längsachse und zwischen den Stäbchengebilden. Da in jeder Nervenfaser in der Mitte sich eine Neurofibrille zieht, welche sich dunkler färbt und daher nicht schwer zu erkennen ist, so kann man ihren Verlauf auch in der Retinazelle ganz deutlich verfolgen. Besonders instruktive Bilder hat mir die Färbung mit Eisenhämatoxylin nach Bütschli zusammen mit Säurefuchsin ergeben: in solchen Fällen konnte man die Neurofibrille im Plasma der Retinazellen bis fast an die Vacuolenschicht verfolgen (Fig. 21 u. 20).

Eine solche Innervierungsart, wo nämlich die Nervenfaser nicht unmittelbar in das basale Ende der Retinazelle übergeht, sondern in derselben noch ihre Fortsetzung besteht, ist auch früher nicht unbekannt gewesen. So fand Redikorzew (1900) bei dem Ocellus von

Calopteryx splendens in den Retinazellen eine ziemlich breite (0,008 mm) Linie (Fig. 18 N.*opt*), welche die Fortsetzung der Faser des Nervus opticus darstellt und in der Retinazelle hinzieht, auf mehr als $^2/_3$ ihrer Länge (S. 598).

Daß von der in Rede stehenden Neurofibrille noch besondere feine Verzweigungen gehen und die sogenannte »Stiftchensäume« (Hesse) bilden, muß ich entschieden verneinen und verweise auf die obige (S. 357) Erklärung. Sollten übrigens die »Stiftchensäume« wirklich feine Verzweigungen der Neurofibrillen darstellen, so müßte man sich die Neurofibrillen in die »Stäbchen« verlagert denken, denn die »Stiftchen« grenzen unmittelbar nur an diese und nicht an die Zellenlängsachse. Wir haben aber soeben kennen gelernt, daß die Neurofibrille gerade in der Längsachse der Retinazelle ihren Verlauf nimmt. Also auch hier sprechen die Tatsachen gegen die Annahme Hesses.

Die Nerven und ihre Verzweigungen sind außen von einer besonderen Scheide umgeben. Wenn man einen Nerven längs seinem Verlauf betrachtet, so merkt man, daß ihm hie und da zahlreiche längliche Kerne anliegen. An Querschnitten kann man deutlich wahrnehmen, daß diese Kerne der Nervenscheide angehören. Fig. 28—30 zeigen, daß der Kern in der Scheide und also gesondert von den Nervenfasern liegt.

Die äußersten, an den Augenbulbus herantretenden Endverzweigungen des N. opticus stellen immer Bündel von mehreren Nervenfasern dar. Erst im Augenbulbus zerfällt ein solches Bündel in die einzelnen, ihn zusammensetzenden Nervenfasern. Jede Nervenfaser ist immer durch deutliche Konturen von ihren Nachbarfasern zu unterscheiden. An Querschnitten zeigen sie runde oder etwas ovale oder polygonale Umrisse. Im letzteren Fall fällt in der Mitte ein dunklerer Punkt auf. Einen ebensolchen Punkt sieht man auch in den Retinazellen zwischen den querdurchschnittenen Stäbchengebilden: es ist die Neurofibrille. Die Neurofibrillen verlaufen nämlich in der Achse jeder Nervenfaser und sind, dank ihrer Eigenschaft sich gut zu färben, nicht nur in Nervenfasern, sondern sogar auch im Innern der Retinazellen ohne besondere Schwierigkeit nachzuweisen.

Das die Augen umgebende Medium.

Die vier Augenbecher werden innen von der Lymphflüssigkeit umspült. Diese Flüssigkeit kann man im geronnenen Zustande an manchen Präparaten sehr deutlich sehen. In der Lymphe schwimmen zahlreiche Lymphocyten, welche zuweilen reiche Ansammlungen im

Innern des Augenhügels bilden. Diese Lymphzellen enthalten inwendig eine großè Zahl von Körnchen, welche sich deutlich mit Eosin, Boraxkarmin und anderen Tinktionsmitteln färben. Bei verschiedenen Pantopodenarten ist die Größe dieser Körnchen sehr veränderlich. Auch die Form der Lymphocyten selbst ist sehr variabel: meist ist sie oval (Fig. 31), kann aber oft spindel- oder sichelförmig erscheinen (Fig. 32). Durch ihre besondere Größe zeichnen sich die Lymphocyten von *Pycnogonum littorale* aus, bei dem auch die eingeschlossnen Körnchen stark entwickelt sind (Fig. 31).

Zuweilen sieht man Lymphocyten dicht am Augenbulbus liegen (Fig. 12 *Lc*).

Die »seitlichen Sinnesorgane« Dohrns.

In seiner Monographie beschreibt Dohrn auf dem Augenhügel eigentümliche Gebilde: »Zwischen den Augen jeder Seite findet sich noch eine mir unverständlich gebliebene Bildung, die aber wohl als Sinnesorgan zu deuten ist. Ein Cuticularring von geringerem Durchmesser als der Augenbecher schließt eine stark verdünnte Cuticularschicht ein, welche bei einigen Arten kappenförmig nach außen vorragt, bei andern uns wie eine Art Trommelfell zwischen dem Ringe ausgespannt erscheint. Im Innern der Kappe oder jenes Ringes liegt ein kleiner Haufen von Zellen, welcher mir um so mehr die Bedeutung eines Ganglions zu haben schien (Taf. X, Fig. 12;Taf. XII, Fig. 4), als ein Nerv zwischen ihm und dem oberen Schlundganglion zu verlaufen scheint« (S. 45).

Es ist auffallend, daß Hoek, der doch die großen arktischen Formen untersucht hat, diese »Sinnesorgane« nicht finden konnte. Morgan erwähnt sie überhaupt nicht. Erst in der unlängst erschienenen Abhandlung Lomans (08), welche sich auf *Phoxichilidium femoratum* bezieht, findet man Angaben über diese Organe (vgl. auch Fig. 6, wo die Organe auf dem Augenhügel dargestellt sind). Ich habe die »seitlichen Sinnesorgane« bei allen untersuchten Pantopodenarten, mit alleiniger Ausnahme von *Pycnogonum littorale*, wiedergefunden. Ihr äußeres Aussehen stimmt mit der Beschreibung Dohrns gut überein. Auf Fig. 1, 3 und 4 sieht man die Organe in Form von doppeltkonturierten Ringen abgebildet.

An Längsschnitten durch ein Organ sieht man eine Masse von Zellen, welche eine starke Ausbuchtung in der Cuticula von innen ausfüllen (Fig. 33). Die Zellen sind stark vacuolisiert und gehen an

der Peripherie in die Hypodermis über. Einen Nervenzutritt, wie ihn Dohrn beschreibt, konnte ich nicht finden.

Die Rolle dieser Organe bleibt mir, ebenso wie Dohrn, rätselhaft. Wahrscheinlich haben wir es hier mit modifizierten Hautdrüsen zu tun, worauf hauptsächlich der vacuoläre Bau der Zellen hinweist. Der Mangel eines Ausführungsganges stellt dieser Erklärung jedoch gewisse Hindernisse in den Weg. Daß sie aber die Bedeutung von Ganglien haben, läßt sich wohl schwerlich annehmen. Loman nennt sie »Sinneswerkzeuge« oder »Drüsen«.

Besondere Lymphoiddrüsen im Augenhügel.

Auf einem sagittalen Schnitt durch den Augenhügel und die darunter liegende Region bemerkt man, daß vom Cerebralganglion in der Richtung nach hinten und oben eine Bindegewebsschicht verläuft, welche den vor dem Schlundganglion liegenden Teil der Leibeshöhle zusammen mit der Augenhügelhöhle von dem dahinterliegenden Teil abgrenzt. Die ganze Bindegewebsschicht hat die Form eines Zeltdaches, das in der Mitte etwas nach unten vorgewölbt ist. Vorn ist diese Schicht, wie gesagt, an das Cerebralganglion, und zwar an den Teil, wo die beiden Nervi optici entspringen, befestigt (Fig. 34 *B*); weiter nach hinten befestigt sie sich an die spitze Kante, welche an der Stelle entsteht, wo die Körperwand in den basalen Teil des Augenhügels übergeht.

An der unteren Fläche dieser Bindegewebsschicht sieht man rechts und links vom Cerebralganglion und näher zur Wand des Augenhügels zwei besondere Gebilde, welche auf den ersten Blick das Aussehen von Ganglien haben, herunterhängen (Fig. 34 *Ldz*). Diese Gebilde besitzen eine nahezu runde Gestalt, erscheinen aber an Schnitten, von der Oberfläche aus, meist in mehrere Lappen zergliedert. Das Ganze stellt ein Reticulum dar, in dessen deutlich hervortretenden Maschen je eine Zelle mit großem und rundem Kern und einem Nucleolus liegt (Fig. 35 *Ret*). Zwischen diesen Kernen bemerkt man kleinere Kerne von länglicher oder sichelförmiger Gestalt, welche sich stark mit Kernfarben färben. Sie gehören dem Reticulum selbst an. An einigen Präparaten konnte ich im Zellkörper noch besondere Einschlüsse finden, welche sich stärker als das Zellplasma färbten und die Form von runden Körnchen hatten (Fig. 35 *E*). Vom Centrum des ganzen Gebildes aus, tritt ein aus sehr dicht miteinander verflochtenen Fasern bestehendes Bindegewebe in Form eines kurzen und breiten Stranges hervor (Fig. 35 *C*). Dieser Strang nähert sich bald

der oben erwähnten Bindegewebsschicht und verzweigt sich hier in mehrere Ästchen, welche bald im übrigen Bindegewebe verschwinden.

Zunächst lag mir der Gedanke nahe, diese Gebilde als besondere Ganglien zu deuten; in dem dichten Bindegewebsstrang wollte ich sogar einen Nerven erblicken, wobei allerdings auffallend war, warum dieser vermeintliche Nerv nicht mit dem Cerebralganglion im Zusammenhange steht, sondern ganz isoliert verläuft. Die nähere histologische Untersuchung hat jedoch gezeigt, daß wir es aller Wahrscheinlichkeit nach mit besonderen Lymphoiddrüsen zu tun haben. Dafür zeugt an erster Stelle ihr reticulärer Bau, sodann die Zusammensetzung aus einzeln in den Maschen des Reticulums liegenden Zellen. Daß diese Drüsen keine Bildungsstätten der Lymphocyten sind, ersieht man daraus, daß ihre Zellen mit größeren Kernen versehen sind, als die in der Leibeshöhlenflüssigkeit flottierenden Lymphocyten.

So viel mir bekannt, sind diese Organe bisher nicht beobachtet worden. Sie scheinen nicht allen Pantopoden zuzukommen. So z. B. habe ich sie niemals bei *Pycnogonum littorale* gefunden, das auch in manchen andern Beziehungen, wie wir fanden, sich von den übrigen Gattungen unterscheidet. Bei *N. stroemii*, *N. longitarse* und *Chaetonymphon spinosum* dagegen fielen die »Lymphoiddrüsen« sofort auf.

Anomalie.

Neben vielen *Chaetonymphon spinosum*, die normal gebaut waren, gelangte in meine Hände ein Exemplar, welches eine interessante Anomalie zeigte: es war nämlich bei ihm ein überzähliges, fünftes Auge neben den vier normalen vorhanden. Dieses überzählige Auge war ungefähr $2^1/_2$mal so klein, wie das normale (0,085 mm gegen 0,222 mm) und befand sich unter dem vorderen rechten Auge so, wie es der vertikale Schnitt durch die entsprechende Region auf Fig. 36 zeigt. Obgleich es die definitive Ausbildung noch nicht erlangt hat, konnte man an ihm doch alle wichtigsten Teile unterscheiden. Was die Linse betrifft, so war die Augenhügelwand an der entsprechenden Stelle merklich nach außen vorgewölbt; aber obgleich die Cuticula hier eine schwache Verdickung zeigte, war die innere Oberfläche noch konkav. An der Hypodermis konnte man gut die geneigte Lage ihrer Zellen und einen Zwischenraum für die Insertion der Pigmentzellen sehen. An den letzteren waren die distalen Teile und besonders die länglichen Kerne deutlich zu unterscheiden (Fig. 37 *Pzk*). Die proximalen Enden bildeten dagegen eine ununterbrochene Schicht (*P Sch*), die schon mit rotbraunem Pigment ausgestattet war. Der von den Pigmentzellen

gebildete Augenbecher war in diesem Falle sehr regelmäßig gebaut und zeigte eine ovale Form. Die Retinazellen hatten schon mehr oder weniger ihr definitives Aussehen bekommen. An ihren proximalen Enden waren nämlich die Stäbchengebilde ganz wohl entwickelt und an den distalen Enden hatte die Bildung der vacuolenähnlichen Räume begonnen.

Somit sehen wir, daß dieses accessorische Auge schon eine hohe Differenzierung erlangt hat, indem bei ihm alle für das Pantopodenauge charakteristischen Teile ausgebildet waren. Trotzdem bleibt es aber noch fraglich, inwiefern es in Wirklichkeit zum Sehen gebraucht werden konnte, denn ich fand keine Spur von herantretenden Nerven. Obgleich die Anfangsverzweigungen des N. opticus dieses überzählige Auge sehr nahe passierten, waren doch keine Abzweigungen zu ihm zu sehen.

Allgemeiner Teil.

Es ist zu bewundern, wie verschiedenartig die Natur in verschiedenen Fällen eine und dieselbe an sie gestellte Aufgabe, und zwar mit relativ wenigen Mitteln löst. Gerade beim Studium des Baues der verschiedenen Augenarten, können wir uns davon besonders klar überzeugen und speziell unsre Untersuchung hat ergeben, daß auch im Falle der Augen der Pantopoden uns eine besondre Lösung dieser Aufgabe vorliegt.

Die Besonderheiten im Bau der Pantopodenaugen bestehen nun der Hauptsache nach in folgendem:

1) ist die Linse in zwei Teile differenziert, von denen der untere an der Innenfläche eine tiefe Rinne aufweist;

2) sind die Hypodermiszellen zu beiden Seiten des Auges geneigt gestellt und lassen längs der Linsenrinne einen Zwischenraum für die Pigmentzellenenden frei;

3) sind die Pigmentzellen besonders umgestaltet, indem sie sich stark in die Länge gezogen haben und nur mit ihren basalen Enden die eigentliche »Pigmentschicht« bilden. Distal befestigen sie sich an die Linsenrinne;

4) wird das Tapetum von den proximalen verdünnten Abschnitten der Pigmentzellen gebildet;

5) bilden die distalen Enden der Retinazellen zusammen eine besondere Vacuolenschicht, welche als ein Teil des dioptrischen Apparates des Auges angesehen werden muß.

Es ist außerdem nochmals hervorzuheben, daß die Pantopoden-

augen einen bilateral-symmetrischen Bau besitzen. Letzterer kommt dadurch zustande, daß alle Augenelemente in bezug auf die Ebene, welche das Auge von oben nach unten durchschneidet und durch die Linsenrinne außen, und die »Raphe« innen, geht, symmetrisch angeordnet sind. Das sieht man sowohl in der Struktur der Linse und der Lage der Hypodermiszellen, als auch in der Anordnung der Pigment- und der Retinazellen. Eine andere Symmetrieebene, wie z. B. eine solche, die das Auge horizontal halbieren würde, läßt sich nicht führen, denn dadurch hätte man zwei ungleiche Hälften bekommen: eine obere, wo der am meisten verdickte Teil der Linse und auch die innerste Spitze des Augenbechers liegen würde und eine untere, der die Linsenrinne zukommen würde.

Es ist von besonderer Wichtigkeit zu entscheiden, zu welchem Augentypus die Augen der Pantopoden gehören. Wie bekannt, unterscheidet man zwischen den Augen, gemäß der Verschiedenheit in ihrem Bau, zwei Kategorien, die sogenannten invertierten und konvertierten. (Näheres darüber siehe Widmann 07, S. 755ff und 08, S. 262ff.)

Morgan, der bis jetzt allein auf diese Frage näher eingegangen ist, hält die Pantopodenaugen für typisch invertierte. Schon in dem anatomischen Teil spricht er von der Zusammensetzung des Pantopodenauges aus drei Schichten (vgl. oben S. 340), und diese drei Schichten unterscheidet er auf allen Entwicklungsstadien der Augen, die er untersuchte. Dies soll auf die Entstehung der Augen auf dem Wege der Inversion, d. h. aus einer Einstülpung des Ectoderms, hindeuten.

Eine große Stütze für seine Meinung würden die Innervationsverhältnisse geben, wenn sie wirklich so wären, wie er sie darzustellen versuchte. Wie schon oben (S. 338) erwähnt, beschrieb Morgan unter der Hypodermis ein "meshwork of fiber-like processes, which are probably interlacing and anastomosing nerve fibrils". An seinen Macerationspräparaten (Fig. 40 *b*) hat er gefunden, daß die Retinazellen "are seen each passing at their outer ends into a common syncytial mass". Hier soll die Innervation erfolgen: "the upper part of the figure shows a fine fibril running also into the fused protoplasmic part, and this fiber could be traced outwards into one of the nerve branches running to the eye, and indoubtedly represents the ultimate nerve fibril which passes to the retinal elements. The distribution of the nerve to the outer part of the middle layer, and the bacillus present at the inner ends of the retinal elements, show conclusively that the

retina is 'inverted'; so that light entering the eye must, before it can penetrate to the sensory end of the retinal elements — the bacillar end — pass through the layer of nerve fibrils and fused protoplasmic layer of the eye" (S. 57).

Der Sachverhalt ist aber in Wirklichkeit ganz anders. Das erwähnte "meshwork of fiber-like processes" hat sich, wie wir schon wissen, als die Gesamtheit der dünnen distalen Enden der Pigmentzellen herausgestellt. Was aber die Morgansche Darstellung der Innervation überhaupt angeht, so ist sie nur hypothetisch, denn er selbst hat weder den Nervendurchtritt durch die Pigmentschicht, noch den ganzen weiteren Verlauf der Nerven bis zu den Retinazellen verfolgen können. Da außerdem unsre Untersuchungen ohne weiteres zeigen, daß die Retinazellen nicht von außen, sondern von innen innerviert werden, so erweist sich die Annahme Morgans als völlig unhaltbar und somit seine Bezeichnung des Pantopodenauges als invertiert unrichtig.

Im Gegensatz zu Morgan muß das Pantopodenauge als ein convertiertes angesehen werden. Zu einer solchen Auffassung veranlaßt uns eine ganze Reihe von Tatsachen. Ich will hier folgende aufführen:

a. Die Nervenfasern treten von innen längs der Mittellinie der Retina in den Augenbecher ein. Sie durchbrechen die Pigmentschicht und das Tapetum und verbinden sich mit den Retinazellen.

b. Die Stäbchen liegen an der Verbindungsstelle der Nervenfasern mit den Retinazellen, also am proximalen Ende dieser letzteren.

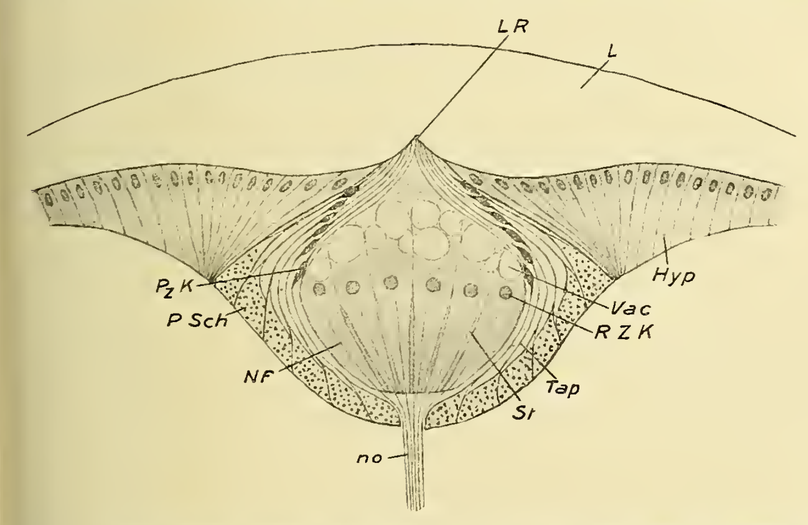
c. Der Kern findet sich im distal folgenden Teil der Retinazellen.

d. Dem allgemeinen Bauplan des Auges nach, läßt es sich wohl unter ein einschichtiges Schema, nicht aber unter ein dreischichtiges bringen.

e. Die embryologischen Daten scheinen mehr für eine Entstehung durch Isolation und Einsenkung gewisser Teile der Hypodermis, als für eine Einstülpung, wie es bei invertierten Augen der Fall ist, zu sprechen.

Was die Punkte a, b und c anbetrifft, so braucht man sie nur mit dem, was Widmann (07) auf S. 759 für die Charakteristik der convertierten Augen der Araneinen oder, wie er sie damals noch nannte, vertierten aufführt, zu vergleichen. Man wird eine vollkommene Übereinstimmung finden. Sogar das negative Kennzeichen, nämlich, das Fehlen der Accommodationsmuskeln, würde diesen Vergleich auch noch weiter gestatten.

Über den allgemeinen Bauplan des Auges und die Lagebeziehungen seiner einzelnen Teile zueinander will ich ein paar Worte hinzufügen. Man betrachte einen Horizontalschnitt durch das Auge, z. B. den auf Fig. 12, und verfolge nun die successive Lagerung aller Zellen, aus denen das Auge zusammengesetzt ist. Die Hypodermiszellen werden in dem Maße, als sie der Symmetrieebene des Auges näher treten, immer mehr geneigt und nehmen oft an Größe zu. Bis zur Linsenrinne angelangt, geben sie plötzlich den Pigmentzellen Raum, welche mit ihren langen distalen Fortsätzen die ganze Linsen-



Textfigur. Schematischer Horizontalschnitt des Pantopodenauges; zeigt seinen einschichtigen Bau. *Hyp*, Hypodermis; *L*, Linse; *LR*, Linsenrinne; *NF*, Neurofibrille; *no*, Nerv; *PSch*, Pigmentschicht; *Pzk*, Pigmentzellenkerne; *RZK*, Retinazellenkern; *St*, »Stäbchengebilde«; *Tap*, Tapetum; *Vac*, Vacuolenschicht.

rinne gewissermaßen auskleiden und auf diese Weise eine mit den Hypodermiszellen zusammenhängende Zellenlage bilden. Die Kerne beiderlei Zellen sehen einander ähnlich, nur sind die der Pigmentzellen etwas länglicher; außerdem sind die Pigmentzellenkerne so gelagert, daß sie in den peripheren Zellen näher an den Hypodermiskernen sich finden und in den inneren tiefer liegen. Im Augenbulbus befindet sich die Retina, welche vollkommen von den Pigmentzellen eingeschlossen ist. Es ist beachtenswert, daß die Kerne der Retinazellen fast in derselben Ebene, wie die Kerne der inneren Pigmentzellen angeordnet sind.

Somit läßt sich an einem Schnitt durch alle Zellen des Auges eine ununterbrochene Linie der Kerne ziehen, welche aber nicht gerade

verläuft, sondern in der Mitte eine Einstülpung nach innen bildet (Textfigur).

Wenn man das ganze Auge betrachtet, so wird mehr oder weniger klar, nach welchem Schema man sich alle Augenzellen in eine einzige Lage gruppiert denken könnte. Die gesamte Retina stellt in diesem Falle den tiefsten Bezirk der eingesenkten Hypodermis dar, zu dessen Seiten die anstoßenden Zellen stark in die Länge gewachsen sind (Pigmentzellen) und daher sie vollkommen umschlossen haben. Im Umkreis des so entstandenen Augenbulbus schließen sich die unveränderten Hypodermiszellen an.

Dieser einschichtige Bau des Pantopodenauges entspricht durchaus nicht der Darstellung Morgans, nach der das Auge dreischichtig sein soll. Seine Deutung ist darauf zurückzuführen, daß er die wahre Natur der Pigmentzellen nicht erkannte und deshalb die basalen Teile der Pigmentzellen, die allein pigmenthaltig sind, für eine selbständige Schicht, "inner and pigmented layer", hielt.

Es erübrigt uns noch die Entwicklung der Pantopodenaugen näher zu betrachten. Leider stand zu meinerVerfügung ein zu geringes embryologisches Material, als daß ich mich hierüber schon jetzt bestimmt äußern könnte. Aber auch das Wenige, war mir zu beobachten gelungen ist, erlaubt immerhin einige Tatsachen festzustellen, welche gerade für unsre Beobachtungen von besonderer Wichtigkeit erscheinen.

Ich habe Larven auf zwei verschiedenen Entwicklungsstadien untersucht. Die einen waren die in *Podocoryne carnea* schmarotzenden *Phoxichilidium*-Larven (aus Neapel), bei denen erst die drei paar Gangbeine erschienen waren. Die andern, wahrscheinlich *Chaetonymphon*-Larven (von der Murmanküste), zeigten schon eine fast vollkommene äußere Entwicklung.

Auf Fig. 38 erkennt man die erste Augenanlage von *Phoxichilidium*. Bei *A* ist eine Gruppe von drei Zellen abgebildet, die sich einfach von den andern Hypodermiszellen abgesondert haben und etwas nach innen gesunken sind. Aus ihnen muß die Retina entstehen. Die andern Hypodermiszellen, welche diese Anlage umgeben, zeigen eine geneigte Stellung zu ihr. Man braucht sich nur vorzustellen, daß an den angrenzenden Zellen die proximalen Enden nach innen vorwachsen und die Retinaanlage umgeben, so wird man verstehen, auf welche Weise sich der Pigmentbecher entwickeln kann. Auf einem Schnitt durch die Augenanlage eines älteren Stadiums (Fig. 39) kann man in der Tat sehen, daß dieser Prozeß in der geschilderten Weise verläuft. Bei *P Sch* merkt man die basalen Enden der Pigmentzellen; sie umgeben

die schon wohl entwickelte Retina, sind aber noch zart und nicht pigmentiert (vielleicht ist die Pigmentierung bei der Fixierung der Larve in Sublimat mit Essigsäure verschwunden?).

Es ist schwer, sich in der Menge von Kernen, die auf der Fig. 39 dargestellt sind, zu orientieren, zumal der Schnitt etwas schief verläuft und die Anlage des andern Auges derselben Seite berührt hat. Immerhin unterscheidet man bei *PzK* die länglichen Pigmentzellenkerne. An der äußeren Oberfläche der Augenanlage liegen die Hypodermiskerne; mehr nach innen, die Retinakerne. *SS* stellt die Anlage des »seitlichen Sinnesorganes« DOHRNS dar, welche sich ebenfalls aus den Hypodermiszellen differenziert, die zwischen und etwas oberhalb der beiden Augenanlagen liegen.

Wie unvollkommen unsre Beobachtungen auch sind, haben sie doch eine wichtige Tatsache ergeben, daß nämlich die Entwicklung der Pantopodenaugen auf einem einfachen Einsenkungsprozeß der Hypodermis beruht und nicht auf eine Umkehrung, Inversion, zurückzuführen ist.

Auch hierin stehen unsre Befunde in Widerspruch mit MORGANS Beschreibungen, welcher von einer Inversion des Pantopodenauges (beobachtet bei *Tanystylum*) spricht. Er gibt eine Reihe von Abbildungen (Fig. 46—51), die diesen Inversionsprozeß an successiven Entwicklungsstadien darzustellen versuchen. Wenn man diese Abbildungen genauer betrachtet, so wird man kaum davon überzeugt, daß wirklich eine Inversion vorliege. Was zunächst die Anfangsstadien der Augenentwicklung angeht, die auf Fig. 46 und 47 wiedergegeben sind, so könnte man erwarten, auf ihnen wenigstens eine kleine Andeutung der Einstülpung zu finden, welche die Inversion einleitet. In Wirklichkeit bemerkt man aber nichts dergleichen; die Hypodermis ist im Gegenteil vollkommen eben und derjenige Teil, aus welchem später die Retina entstehen wird, ganz isoliert unter der Hypodermis dargestellt. Das Bild erinnert im großen und ganzen an unsre Fig. 38, nur daß in letzterem Falle noch keine »Pigmentschicht« vorhanden ist. Daher lassen sich auch die Verhältnisse des *Tanystylum*-Auges wahrscheinlich einfacher durch eine einfache Einsenkung eines Teiles der Hypodermis nach innen erklären, nicht aber durch eine Inversion, wie es MORGAN wollte.

Inbetreff der übrigen Abbildungen MORGANS will ich sagen, daß man eigentlich auf keiner von ihnen deutlich eine ununterbrochene Falte, die ja allein den Vorgang der Inversion erklären könnte, wahrnehmen kann. Ich spreche nicht von dem Spalt, den man auf Fig. 49

zwischen Hypodermis und Retina sieht und welcher durch einfaches Lostrennen der beiden Lagen entstehen konnte, wie das so häufig beim ausgebildeten Pantopodenauge der Fall ist. Wenn man aber die Kontinuität der drei Augenschichten (nach MORGAN): der Hypodermis-, der Retina- und der »Pigmentschicht« verfolgen will, so wird man immer große Hindernisse treffen, denn diese Kontinuität ist nur eine scheinbare. Wenn auf den Fig. 48, 49 und 51 ein Zusammenhang zwischen der hypodermalen und der retinalen Lage noch deutlich zu erkennen ist, so ist ein Übergang der Retinaschicht in die Pigmentschicht nirgends dargestellt. Im Gegenteil, man findet an der entsprechenden Stelle immer eine sehr schroffe Grenze zwischen diesen Augenteilen. MORGAN selbst hat den Zusammenhang der drei Lagen nicht überall gefunden. Folgende Stelle bei ihm ist sehr beachtenswert: »The continuity of the corneal hypodermis with the middle layer was not clearly made out, nor that of the pigment layer with the ectoderm below the eye; but I think we may fairly push our interpretation even to this, but on account of the extreme smallness of the eye and the difficulty of making very thin sections, such connections would not be readily discovered." (S. 62). Sollte außerdem hier wirklich eine Faltung des Ectoderms vorliegen, so müßte doch der untere Teil dieser Falte, der der »Pigmentschicht« entspricht, auch aus Zellen bestehen. Auf den Zeichnungen MORGANS findet man jedoch hier keine Spur von Kernen, nach denen man auf die Anwesenheit wahrer Zellen schließen könnte. Daher spricht auch dieser Umstand gegen MORGANS Deutung.

Der Vollständigkeit wegen muß ich noch die Arbeit von MEISENHEIMER (02), welcher unter anderm auch die Entwicklung der Pantopodenaugen behandelte, erwähnen. Aus seiner sehr kurzen Beschreibung kann man nur schließen, daß die Augen (der *Ammothea*) »ziemlich weit seitlich auseinander liegenden und allmählich sich der Medianebene nähernden Faltungen des Ectoderms ihren Ursprung verdanken« (S. 216). Die Einzelheiten konnte der Verfasser wegen der Kleinheit des Objekts nicht verfolgen. Seine weitere Darstellung des Augenbaues der Larve von *Ammothea* ist auch sehr kurz gefaßt und, obwohl von Abbildungen begleitet, nicht sofort einleuchtend. Wahrscheinlich müssen sich die Augen der *Ammothea*-Larven stark von denen der erwachsenen Tiere unterscheiden. Unverständlich ist mir die Anwesenheit besonderer »Augenganglien« bei ihnen geblieben, über die MEISENHEIMER bemerkt: »Nach außen grenzen unmittelbar an die Pigmentbecher zwei stark verdickte Zellenplatten an, die ich nament-

lich wegen der Lage des Sehnerven für die Augenganglien halten muß (Fig. 21—23 *aug*), sie vermitteln die Verbindung zwischen Auge und Sehnerven« (S. 227).

In der Arbeit von Schimkewitsch (06) über die Entwicklung des *Thelyphonus caudatus* findet man einige phylogenetische Betrachtungen über die Entstehung der Arachnoideenaugen. Schimkewitsch ist der Meinung, »daß die Augen der Arachniden ursprünglich auf einem Augenhügel lagen, welcher wahrscheinlich das Resultat der Verschmelzung eines Paares von Augenstielen darstellte« (S. 66). Im Laufe der phylogenetischen Entwicklung hat sich dieser Hügel nach vorn geneigt und ist mit der darunter liegenden Körperwand verschmolzen. Als Folge davon war die Wanderung des vorderen Augenpaares nach oben und die damit verbundene Veränderung des Bauplanes dieser Augen. Dies führte Schimkewitsch zu dem Schluß, daß »die mittleren Augen der Scorpionida und der Pedipalpida, sowie die vorderen Augen der Araneida . . . während ihrer phylogenetischen Entwicklung drei Stadien durchgemacht« haben: »ein primäres, nicht invertiertes Stadium, ein invertiertes Stadium und endlich ein sekundäres nicht invertiertes Stadium« (S. 69).

Ich werde hier gar nicht darauf eingehen, ob und inwiefern diese Hypothese haltbar ist, sondern ich will nur, entsprechend den Resultaten meiner Untersuchungen, einige Veränderungen an ihr vornehmen.

Schimkewitsch geht von den Augen der Pantopoden aus, welche die ursprünglichsten Verhältnisse darstellen sollen. Nun mußte er aber diese Augen für »invertierte« halten, indem er offenbar die Angaben Morgans benutzte. Somit bleibt in solchem Falle sein phylogenetisches Schema unverständlich, denn in der Natur findet sich kein entsprechendes Beispiel für das erste Stadium, das nicht invertierte Auge. Auf seiner schematischen Zeichnung (Textfig. 6 *A*), wollte er die Verhältnisse bei den »invertierten« Pantopodenaugen darstellen. In Wirklichkeit hat er aber das Schema von einem konvertierten Auge gegeben, denn der Nerv tritt hier gerade an die Innenseite des Augenbechers.

Schimkewitsch scheint für die Beurteilung der Natur des Auges nicht die Innervationsart, sondern die Lage der Stäbchen in erster Linie berücksichtigt zu haben. Meiner Meinung nach sind die »Stäbchen« jedoch kein geeignetes Kriterium hierfür. Denn die »Stäbchen« können sich bald an der Stelle der Retinazelle, mit der sich der Nerv

verbindet, bald am entgegengesetzten Ende entwickeln, und zwar unabhängig davon, ob die Retinazelle von außen, oder von innen innerviert wird. Als Beispiel für das Gesagte werde ich die Insektenocellen anführen. Nach den Untersuchungen von Redikorzew (00) und Link (09 a u. b) sind die Ocellen nicht invertiert, d. h. bei ihnen stehen die Nervenfasern mit den basalen Enden der Retinazellen in Verbindung. Und, obwohl man in den meisten Augen die Stäbchen an den äußeren, distalen Enden der Retinazellen findet, sind doch Insekten bekannt (wie die Neuropteren: *Neuronia ruficrus* Scop., *Osmylus chrysops* L. und *Raphidia ophidiopsis* Schum. (Link 09 a]), in deren Ocellen die Stäbchen im basalen Teil der Retinazellen gelegen sind, also wie bei den Pantopoden und Araneinen (*Amaurobius ferox, Lycosa agricola* [Widmann] u. a. m.). Alles das spricht dafür, daß die Ursache der Lage der Stäbchen, distal oder proximal von dem Retinazellenkern, nicht in der Innervierungsart des Auges zu suchen ist. Es müssen andre Ursachen existieren, welche die Lage der Stäbchen beeinflussen. Eine dieser Ursachen hat vielleicht Bertkau (86) richtig erkannt: »den Grund dafür, daß das Stäbchen bald an dem einen, bald an dem andern Ende der Zelle entwickelt wird, sehe ich in dem Tapetum, das als sekundäre Lichtquelle die Stäbchen in seiner Nachbarschaft entstehen läßt. Insofern ist also das Stäbchen auch immer dem Lichte zugekehrt« (S. 627). Außerdem könnte hierbei auch die Art und Weise der Pigmentverteilung eine gewisse Rolle spielen.

Aber kehren wir zur Hypothese von Schimkewitsch zurück.

Ich glaube, daß ich berechtigt bin, sein phylogenetisches Schema folgenderweise zu verändern. Auch jetzt bleibt als Ausgangspunk das konvertierte Auge. Und da das Pantopodenauge nach diesem Typus gebaut ist, so könnte man gerade in ihm die ursprüngliche Verhältnisse erblicken. Das Schema seiner Textfig. 6 *A* bleibt er halten, so wie es war, nur bekommt es eine andre Deutung. Dem entsprechend bleiben auch die Schemata *B* und *C*, welche die Neigun des Augenhügels und die Verlagerung des medianen Auges der Arach niden darstellen, unberührt. Dagegen muß man die Bezeichnung de medianen Auges nach der Verlagerung als sekundär nicht invertier entschieden verwerfen und dies Auge einfach invertiert nennen. Den dafür spricht: 1) die Innervierung der Retinazellen von vorn un 2) die Entstehung dieser Augen aus einer Einstülpung. Auch Wi mann schreibt, daß er für die Augen, »die Schimkewitsch sekund nicht invertierte Augen nennt, die Benennung invertierte beibehalte möchte, da sie alle durch Inversion entstanden sind« (S. 264).

Auf diese Weise stellt sich die phylogenetische Entwicklung der medianen Arachnidenaugen viel einfacher heraus. Sie haben wahrscheinlich nur zwei Stadien durchgemacht: ein konvertiertes (nicht invertiertes) und ein invertiertes Stadium.

Bei einem Vergleich der Pantopodenaugen mit den Augen andrer Arthropoden ist es recht schwer die ersteren irgendeiner bestimmten Arthropodengruppe ohne weiteres anzureihen. Dies liegt natürlich an dem eigentümlichen Bau der Pantopodenaugen.

MORGAN, der diese Frage ziemlich eingehend discutiert hat, fand eine gewisse Ähnlichkeit mit den Arachnidenaugen "in structure and development«, besonders in letzterer. Da er aber die Pantopodenaugen als invertierte ansah, so vergleicht er sie auch mit den Medianaugen der Arachniden. Von unserm Standpunkt aus müßte man sie im Gegenteil mit den convertierten Nebenaugen vergleichen.

Eine gewisse Ähnlichkeit mit ihnen findet man auch in der Tat. Sie zeigt sich besonders in der Innervierung von innen, in der Ausbildung der »Stäbchen« an den basalen Enden der Retinazellen und der distalen Lage ihrer Kerne. Die Anordnung der Retinazellen und der Stäbchengebilde ist in einigen Fällen auch eine sehr ähnliche (vgl. den Querschnitt durch das konvertierte Auge von *Amaurobius ferox* bei WIDMANN, T. XVI, Fig. 22, mit dem Schnitt durch das Auge von *Phoxichilus*, Fig. 19). Bei einigen Spinnen findet man sogar eine bilateralsymmetrische Anordnung der Hypodermiszellen, ähnlich derjenigen bei Pantopoden. So schreibt BERTKAU (86) von *Dolomedes limbatus* und andern *Lycosiden*: »Der Glaskörper zeigt keine so einfache regelmäßige Anordnung seiner Elemente wie das Stirnauge von *Micrommata*, sondern eine symmetrische, wobei die Symmetrieebene eine durch die Augenachse gehende auf der Horizontalebene senkrecht stehende Ebene ist. Die sehr langen und schmalen Zellen des Glaskörpers, die nach außen von dieser Ebene liegen, sind nach außen, die nach innen liegenden nach innen gerichtet (Fig. 8). Die Kerne liegen wie gewöhnlich am Fuße der Zellen, der sich in den meisten Fällen an den Seitenwänden der Hüllhaut befindet, und nur im Umkreis der flach vertieften Retina auch auf dieser, so daß die im näheren Umkreise der Sehachse sich an die Linse anheftenden Zellen des Glaskörpers stark gebogen und in ihrem Endteile der Retina fast parallel verlaufen« (S. 613).

Was die Entwicklung der Pantopodenaugen angeht, so hat auch sie vieles mit der Entstehungsweise der »Nebenaugen« der Spinnen

gemeinsam. Hier wie dort isoliert sich ein gewisser Bezirk der Hypodermis von den übrigen Zellen und senkt sich nach innen ein. So beschreibt WIDMANN, daß bei *Epeira diademata* »der zur späteren Retina werdende Teil der Hypodermis (Fig. 3 *rt*) einfach einsinkt, während die seitlich von dieser Einsenkung liegenden Zellen in die Länge wachsen und zum Teil distal von der Retina (Fig. 4 *gl*), zum Teil proximal (Fig. 4 *pig.zw*) eine Lage von Zellen bilden.« (S. 265). Der Anfangsprozeß ist also in beiden Fällen der nämliche und nur in der weiteren Differenzierung der einzelnen Augenteile, besonders der der Pigmentzellen, treten bedeutende Unterschiede ein.

Der charakteristische »bilateralsymmetrische« Bau der Pantopodenaugen hat MORGAN Veranlassung gegeben, sie mit den Insektenocellen zu vergleichen. Bei den letzteren soll die bilaterale Symmetrie dadurch zustande gekommen sein, daß an beiden Seiten der primären Augenblase Drehungsprozesse sich abgespielt haben. MORGAN schreibt zum Schluß seiner Diskussion: "To sum up, I believe all the layers of the Pycnogonid eye give abundant evidence that the eye has developed by the turning in of two sides of a primitive optic vesicle, and that the simple eyes of Insects furnish all the intermediate stages, both in development and adult structure, between a simple cup-like invagination and the three-layered condition of the Pycnogonid eye."

Die Arbeiten von REDIKORZEW und LINK haben jedoch in letzter Zeit gezeigt, daß die Entwicklung der Insektenocellen auf eine ganz andre Weise verläuft und zwar durch Isolation von bestimmten Hypodermiszellen zwischen den andern Zellen dieser Schicht. Der Nerv tritt dabei einfach von innen zu diesen Zellen hinzu. Im allgemeinen erinnern die Verhältnisse an das, was überhaupt für die Entwicklung der konvertierten Augen und also auch der der Pantopoden charakteristisch ist.

Daher können die Entwicklungsvorgänge nicht zum sicheren Vergleichspunkt zwischen den Pantopodenaugen und Insektenocellen herangezogen werden. Der bilateral-symmetrische Bau der Ocellen tritt nach den erwähnten neueren Untersuchungen auch nicht so scharf zutage, wie man es früher glaubte. Ihre Ähnlichkeit mit den Pantopodenaugen findet man eher noch in der allgemeinen Anordnung der Retinazellen, der Ausbildung der Stäbchen in einigen Fällen am basalen Ende der Retinazellen und in der nicht zum eigentlichen Glaskörper umgebildeten corneagenen Schicht der Hypodermis.

Da aber die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Pantopoden und Insekten keine so nahen sind, so muß man bei einem solchen

Vergleich sehr vorsichtig sein und die Möglichkeit nicht außer Acht lassen, daß manche Ähnlichkeiten im Bau einfach durch Convergenz zu erklären sein könnten.

Wollte man nun die gewonnenen Resultate zusammenstellen und, auf Grund des Augenbaues die Frage aufwerfen, wohin die Pantopoden im System gestellt werden müssen, so würde man auch jetzt keine befriedigende Antwort erhalten. Freilich ist in dieser Hinsicht eine gewisse Verwandtschaft der Pantopoden mit den Arachniden nicht zu verkennen. Immerhin wäre es aber richtiger die Pantopoden als eine selbständige Gruppe zu betrachten. Diese Gruppe mag wohl älter als die der Arachniden sein, wofür ja der verhältnismäßig primitivere Bau der Pantopodenaugen zeugt. Dies Ursprüngliche muß man nicht nur in dem konvertierten Typus und der damit verbundenen Einschichtigkeit der Augen, sondern auch in der unregelmäßigen Anordnung einzelner Augenelemente (vgl. nur das unregelmäßige Bild des »Stäbchengitters«) erblicken.

St. Petersburg, im Oktober 1910.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

1886. Ph. Bertkau, Beiträge zur Kenntnis der Sinnesorgane der Spinnen. I. Die Augen der Spinnen. Arch. mikr. Anat. Bd. XXVII.

1881. A. Dohrn, Die Pantopoden des Golfes von Neapel. Fauna u. Flora d. G. v. Neapel.

1901. R. Hesse, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropodenaugen. Diese Zeitschr. Bd. LXX.

1881. P. P. C. Hoek, Report on the Pycnogonida. Voyage of H. M. S. Challenger. Zoology. Vol. III.

1909. E. Link, a. Über die Stirnaugen der Neuropteren und Lepidopteren. Zoolog. Jahrbücher. Abt. Anat. Bd. XXVII.

1909. — b. Über die Stirnaugen der hemimetabolen Insekten. Ibid.

1908. J. C. C. Loman, Biologische Beobachtungen an einem Pantopoden. Tijdschrift der Nederl. Dierk. Ver. 2. Ser. X. Deel.

1902. J. Meisenheimer, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pantopoden. I. Die Entwicklung von Ammothea echinata Hodge bis zur Ausbildung der Larvenform. Diese Zeitschr. Bd. LXXII.

1891. T. H. Morgan, A Contribution to the Embryology and Phylogeny of the Pycnogonids. St. Biol. Labor. John Hopkins Univ. Baltimore. Vol. V.

1908. M. Novikoff, Über den Bau des Medianauges der Ostracoden. Diese Zeitschr. Bd. XCI.

1900. W. Redikorzew, Untersuchungen über den Bau der Ocellen der Insekten. Diese Zeitschrift. Bd. LXVIII.

1906. W. Schimkewitsch, Über die Entwicklung von Thelyphonus caudatus, verglichen mit derjenigen einiger andrer Arachniden. Diese Zeitschr. Bd. LXXXI.

1907. E. Widmann, Über den feineren Bau der Augen einiger Spinnen. Zool. Anz. Bd. XXXI. Nr. 24.

1908. — Über den feineren Bau der Augen einiger Spinnen. Diese Zeitschr. Bd. XC.

Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Bezeichnungen:

As, Alveolarsaum;
AZ, Zipfel des Augenbechers;
B, Bindegewebe;
Cs, Cuticularsaum;
Cut, Cuticula;
G, oberes Schlundganglion;
Hdr, Hautdrüsen;
Hyp, Hypodermis;
I, Auswüchse der Pigmentzellen;
L, Linse;
Lc, Lymphocyt;
LR, Linsenrinne;
M, innere Augenmembran;
NF, Nervenfaser;
nf, Neurofibrille;
NO, Nervus opticus;
no, Verzweigungen des N. opticus;
NS, Nervenscheide;
NSK, Kern der Nervenscheide;
PSch, Pigmentschicht, proximale Enden der Pigmentzellen;
Pzk, Kerne der Pigmentzellen;
Rt, Retina;
RZ, Retinazelle;
Rz G, Grenze zwischen den Retinazellen;
RzK, Kern der Retinazellen:
SS, »seitliches Sinnesorgan«;
St, Stäbchengebilde;
Tap, Tapetum;
Vac, Vacuolen in den Retinazellen;
VF, vordere Faserschicht, distale Enden der Pigmentzellen.

Sämtliche Figuren, mit Ausnahme der Fig. 1—8, sind mit dem Abbeschen Zeichenapparat entworfen.

Tafel XVII.

Fig. 1. *Nymphon stroemii.* Augenhügel von oben. Vergr. 71/1.

Fig. 2. *Pycnogonum littorale.* Dasselbe. 71/1.

Fig. 3. *Chaetonymphon spinosum.* Dasselbe. 71/1.

Fig. 4. *Phoxichilus vulgaris.* Augenhügel von der Seite. 142/1.

Fig. 5. *Nymphon stroemii.* Profilansicht der Augengegend. 10/1.

Fig. 6. *Chaetonymphon spinosum.* Ebenso. 10/1.

Fig. 7. *Nymphon stroemii.* Optischer Verticalschnitt durch das Auge. Nach einem Präparat im Xylol. 71/1.

Fig. 8. *Chaetonymphon spinosum.* Optischer Horizontalschnitt durch den Augenhügel. Nach einem Xylolpräparat. Paarweise Verbindung der Augen. 71/1.

Fig. 9. *Nymphon stroemii.* Horizontalschnitt durch die Linse im Bereich der Rinne (*LR*). Cuticula, Außenlage der Linse. 142/1.

Fig. 10. *Ammothea* sp. Horizontalschnitt durch ein Auge. *SS*, »seitliches Sinnesorgan,« 600/1.

Fig. 11. *Nymphon longitarse.* Dasselbe. Die Zellgrenzen und die »Stäbchengebilde« nicht dargestellt. 600/1.

Fig. 12. *Pycnogonum littorale.* Dasselbe. 220/1.

Fig. 13. *Pycnogonum littorale.* Flächenschnitt parallel der Linsenoberfläche (ein Teil), um die Disposition der Pigmentzellen zu zeigen. *PA*, äußerste Enden derselben im Querschnitte. 610/1.

Fig. 14. Dasselbe. 220/1.

Fig. 15. *Nymphon stroemii.* Verticaler Schnitt, senkrecht zur Linse, durch das Auge. (Die Linse mit der Hypodermis haben sich abgelöst). 142/1.

Fig. 16. Ein Teil desselben Schnitts stark vergrößert, um die Auswüchse der Pigmentzellen (*J*) zu zeigen. 610/1.

Fig. 17. *Nymphon longitarse.* Verticaler Schnitt durch das Auge, senkrecht zur Linsenoberfläche. *AZ*, Zipfel des Augenbechers. 600/1.

Fig. 18. *Chaetonymphon spinosum.* Verticaler Schnitt durch den Augengrund, parallel der Linsenoberfläche. Stäbchengebilde (*St*). 300/1.

Fig. 19. *Phoxichilus vulgaris.* Dasselbe. Disposition der Stäbchengebilde (*St*). 600/1.

Fig. 20. *Pycnogonum littorale.* Innervation der Retinazellen. *NF* Nervenfaser; *nf Neurofibrille.* 610/1.

Fig. 21. *Chaetonymphon spinosum.* Dasselbe. Eisenhämatoxylin (nach Bütschli) mit Säurefuchsin. 610/1.

Fig. 22. *Nymphon longitarse.* Pigmentzellenkern. Boraxkarmin. 940/1.

Fig. 23. *Nymphon longitarse.* Retinazellenkern. Boraxkarmin. 940/1.

Tafel XVIII.

Fig. 24. *Ammothea* sp. Vertikaler Schnitt durch das Auge, senkrecht zur Linsenoberfläche. Binnenkörper (*BK*). 610/1.

Fig. 25. *Nymphon stroemii.* Längsschnitt durch die rezipierende Region der Retinazellen; Strukturbild. Cuticularsaum (»Stäbchen«) *Cs*; Alveolarsaum *As*. Eisenhämatoxylin (nach Bütschli) mit Säurefuchsin. Comp. Oc. 8, 1/12-Ölimmersion.

Fig. 26. Dasselbe. Dahlia (nach Schuberg). In Wasser untersucht. Comp. Oc. 8, 1/12-Ölimmersion.

Fig. 27. Dasselbe. Die »Stäbchen« etwas schief getroffen; Cuticularsaum (*Cs*) daher doppelt. Comp. Oc. 8, 1/12-Ölimmersion.

Fig. 28. *Nymphon stroemii.* Querschnitt durch einen Zweig des N. opticus. In den Nervenscheiden (*NS*) liegen zahlreiche Nervenfasern (*NF*). 1200/1.

Fig. 29. *Nymphon stroemii.* Querschnitt durch eine Endverzweigung des N. opticus. *NSK*, Kern der Nervenscheide. Eisenhämatoxylin (Heidenhain). Comp. Oc. 12, 1/12-Ölimmersion.

Fig. 30. Dasselbe. Längsschnitt. Comp. Oc. 12, 1/12-Ölimmersion.

Fig. 31. *Pycnogonum littorale.* Lymphocyt. 390/1.

Fig. 32. *Nymphon longitarse.* Lymphocyt. 390/1.

Fig. 33. *Nymphon stroemii.* Längsschnitt durch das »seitliche Sinnesorgan«. 600/1.

Fig. 34. *Nymphon stroemii.* Oberer Teil des Querschnitts durch den

Körper in der Region des Augenhügels. *G*, oberes Schlundganglion; *B*, Bindegewebsschicht; *Ldr*, Lymphoiddrüsenähnliche Gebilde; *NO*, N. opticus. 54/1.

Fig. 35. *Chaetonymphon spinosum*. Schnitt durch das Lymphoiddrüsenähnliche Gebilde. *Ret*, Reticulum; *Rk*, seine Kerne; *b*, bindegewebiger Strang, an dem die »Drüse« hängt; *E*, Einschlüsse in den Zellen. Hämatoxylin (DELAFIELD) mit Eosin. 220/1.

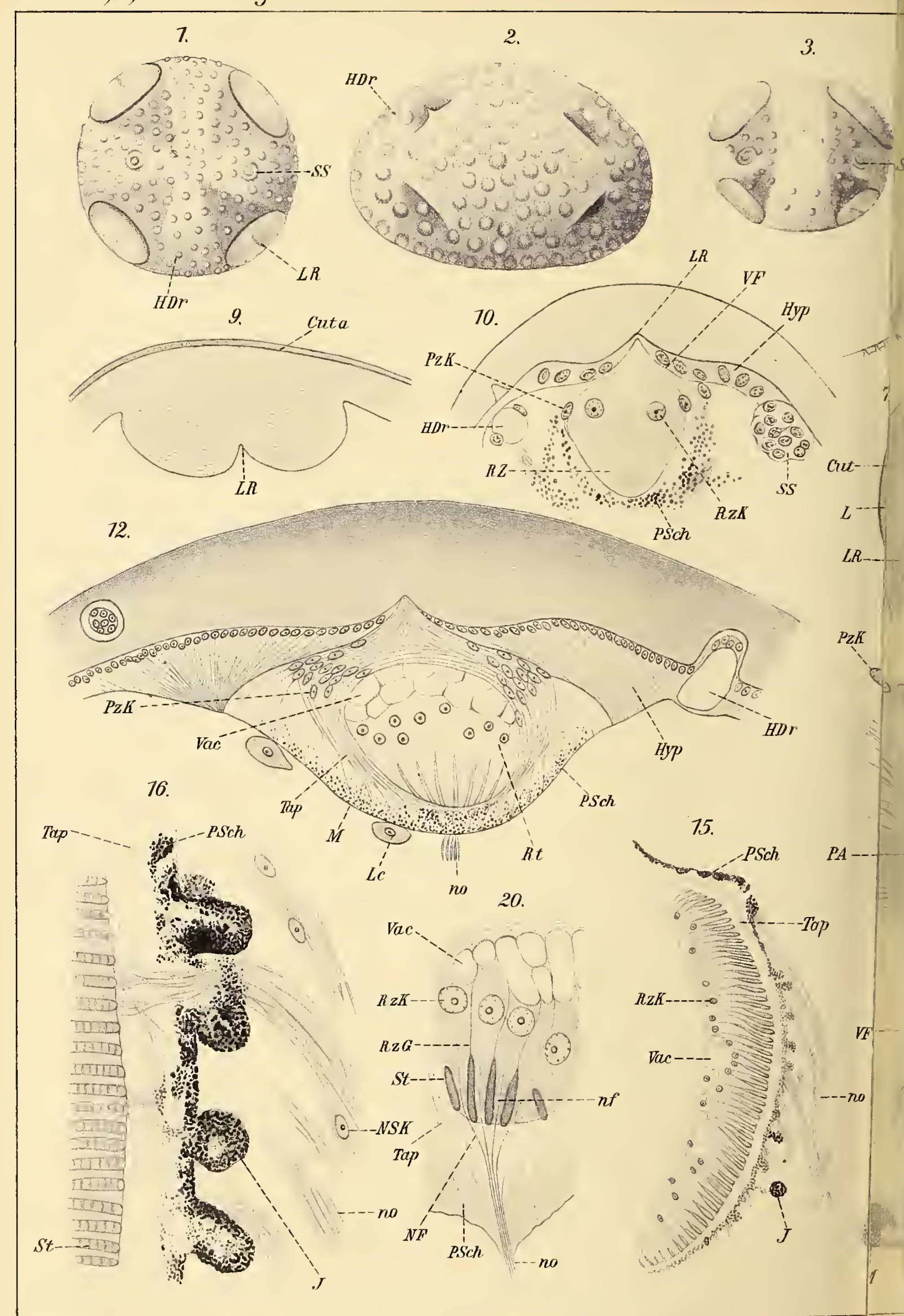
Fig. 36. *Chaetonymphon spinosum*. Vertikalschnitt durch das normale Auge und ein darunterliegendes accessorisches (die Cuticula hat sich etwas abgehoben). 91/1.

Fig. 37. *Chaetonymphon spinosum*. Verticalschnitt durch das accessorische fünfte Auge. 220/1.

Fig. 38. *Phoxichilidium* sp., sehr junge Larve. Schnitt durch die Augenanlage (*A*). 530/1.

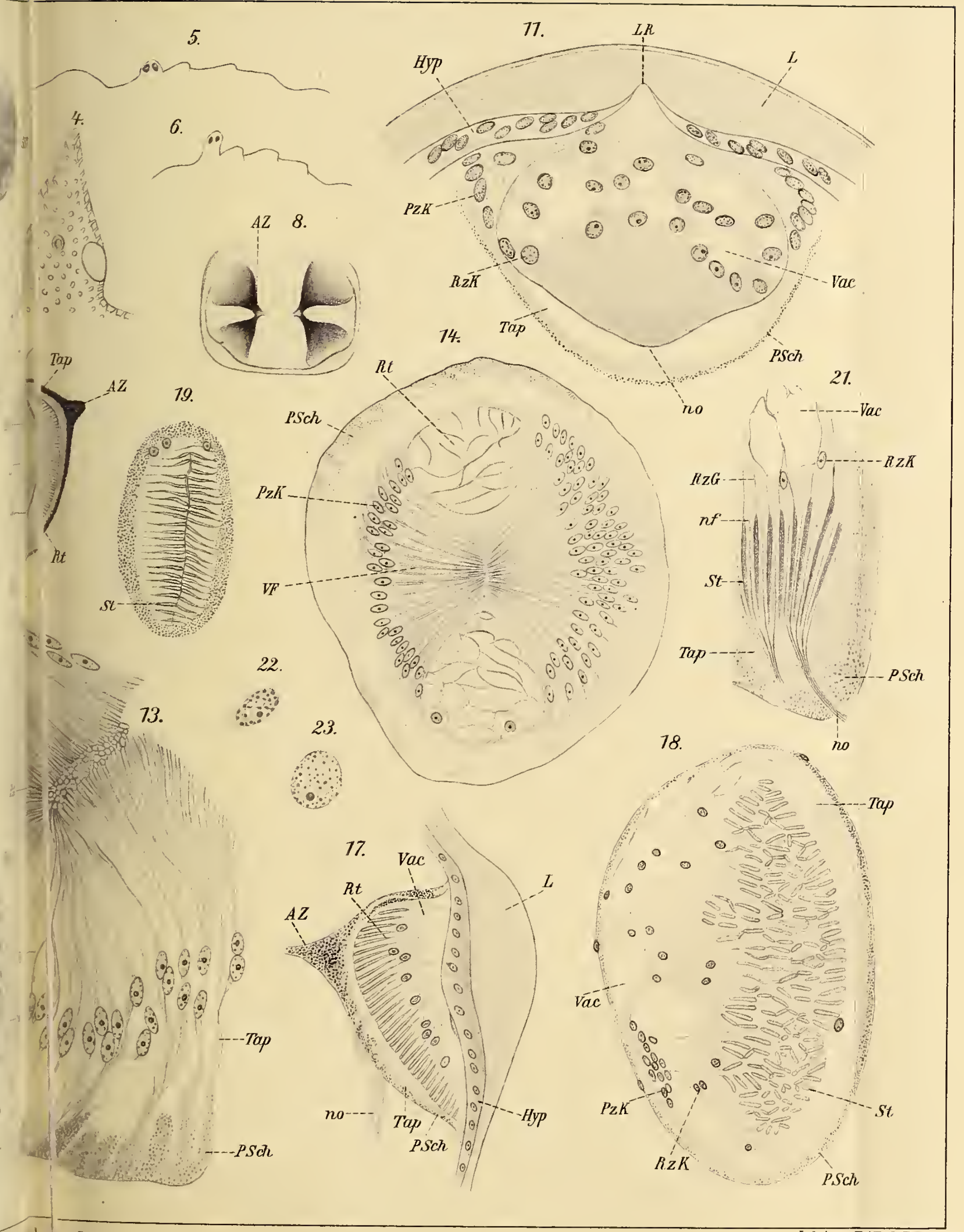
Fig. 39. Oberer Teil (linke Hälfte) des Querschnittes durch den Körper einer viel älteren Pantopodenlarve (*Chaetonymphon*?) in der Region des Augenhügels. Die Entwicklung des Auges schon weit vorgeschritten. Man sieht schon die proximalen Enden der Pigmentzellen (*PSch*), die Kerne der letzteren (*Pzk*) und die Stäbchengebilde (*St*). Ein Teil der Kerne unten links gehört zu dem andern Auge. Oben liegt das »seitliche Sinnesorgan« (*SS*). (Die Cuticula hat sich abgehoben). 530/1.





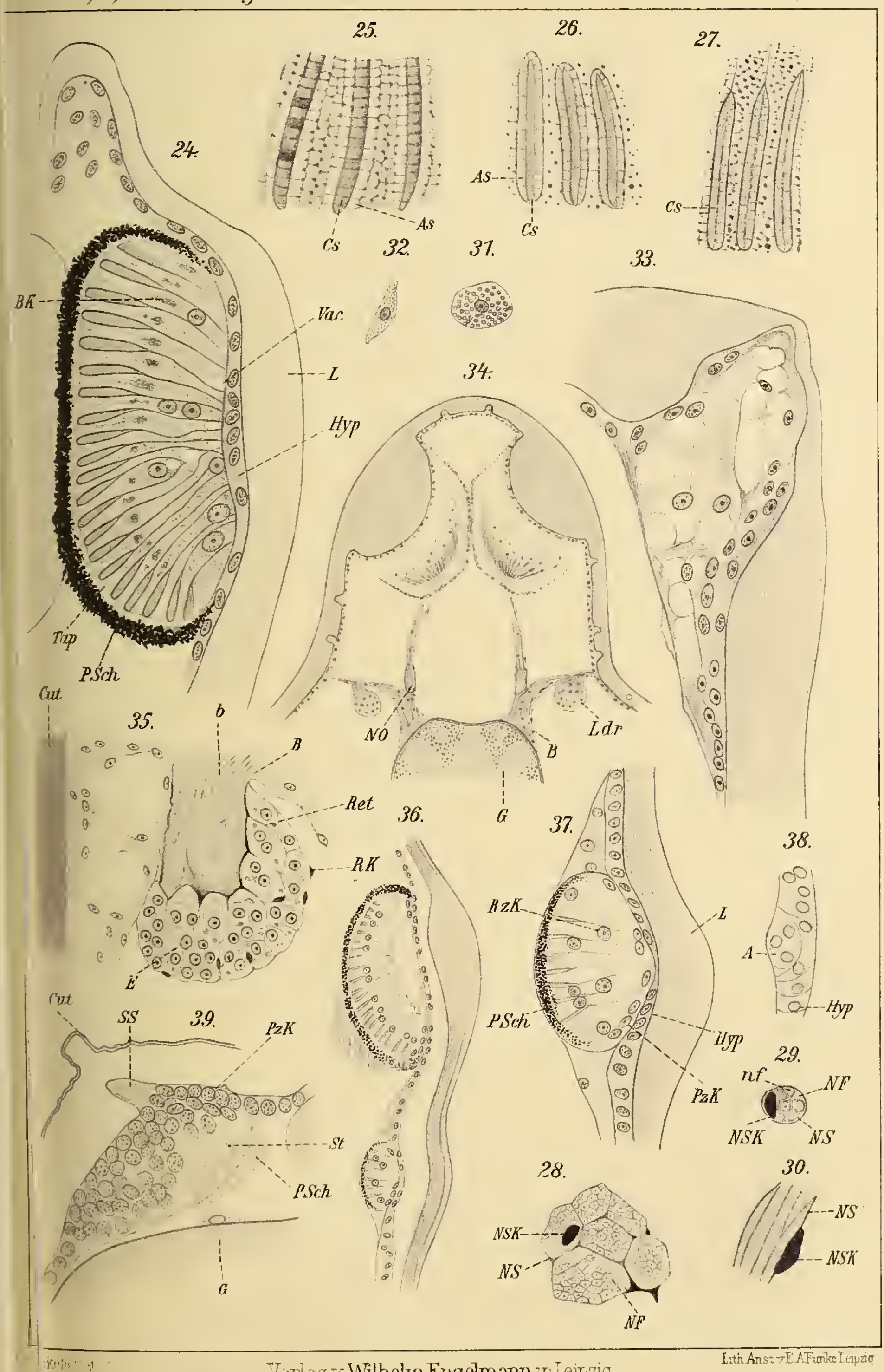
J. Sokolow gez.

Verlag Wilh



…elm…gelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig



Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig
Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig

Über zwei neue pelagische Acölen des Golfes von Triest.

(*Convoluta pelagica* und *Monochoerus illardatus*.)

Von

Dr. med. et phil. **Leopold Löhner,**

Assistenten am physiologischen Institute der Universität Graz.

und

Dr. phil. **Heinrich Micoletzky,**

Assistenten am zoologischen Institute der Universität Czernowitz.

(Aus der k. k. zoologischen Station Triest.)

Mit 6 Figuren im Text und Tafel XIX, XX.

Inhalt.

Seite

Einleitung 381

Convoluta pelagica Löhner et Micoletzky 382

Exterieurbeschreibung 384

Anatomie und Histologie 385

Biologische Bemerkungen 400

Zur Systematik der »grünen Convoluten« 403

Monochoerus illardatus Löhner et Micoletzky 409

Exterieurbeschreibung 410

Anatomie und Histologie 412

Biologische Bemerkungen 423

Systematik 424

Literaturverzeichnis 426

Erklärung der Abbildungen 427

Einleitung.

In einer jüngst erschienenen Mitteilung[1] haben wir auf zwei kleine pelagische Acölen aufmerksam gemacht, die wir im Jahre 1909 im Golfe von Triest auffanden. Es sind dies zwei typische Hochsee-

[1] Löhner und Micoletzky (13).

planktonten, *Convoluta pelagica* Löhner et Micoletzky und *Monochoerus illardatus* Löhner et Micoletzky, von denen die erstere Form, eine unzweifelhafte Convolute, der *Convoluta schultzei* O. Schm. sehr nahe steht, während die zweite den Vertreter eines neuen Genus darstellt.

Wir haben die Veröffentlichung deshalb solange hinausgeschoben, weil wir berechtigte Zweifel hegten, daß die so häufige *Convoluta pelagica* unbeachtet geblieben sein sollte, und wir uns durch genaue histologische Untersuchung und Vergleichung davon erst überzeugen mußten, daß sie eine neue gute Art verkörpert. Anderseits waren die wenigen Exemplare von *Monochoerus illardatus*, deren wir im September 1909 bei Triest habhaft werden konnten, für eine eingehendere Bearbeitung vollkommen unzureichend und erst anläßlich des Aufenthaltes an der zoologischen Station Rovigno im Herbste 1910 gelang es dem einen von uns beiden (L. Löhner) auch diese Form in genügender Menge zu fischen.

Die Zahl der bis heute nachgewiesenen pelagisch lebenden Acölen ist sehr gering, denn abgesehen vom Genus *Haplodiscus*, können hier nur zwei Vertreter des Genus *Convoluta* angeführt werde, *Convoluta henseni* Böhmig aus dem tropischen Atlantischen Ozean (Guineastrom und nördlicher Äquatorialstrom) und *Convoluta semperi* Graff aus dem tropischen Pazifischen Ozean (Philippinen), beide nur nach unzulänglichem, konserviertem Material beschrieben und bekannt.

Für die Adria war bisher keine einzige ausgesprochen pelagische Form nachgewiesen; dagegen wurden einige Arten tychoplanktonisch angetroffen, so *Convoluta convoluta* (Abildg.) und *Convoluta schultzei* O. Schm. Für letztere Art möchten wir es übrigens bezweifeln, da wir sie ausschließlich nur littoral vorfanden. Wahrscheinlich sind die Angaben, daß *Convoluta schultzei* gelegentlich im Plankton gefischt wurde, darauf zurückzuführen, daß es sich um eine Verwechslung mit unsrer *Convoluta pelagica* handelt.

Ob der Seltenheit pelagischer Acölen richtete sich die Aufmerksamkeit der Spezialforscher naturgemäß nur selten auf die Planktonuntersuchung und diesem Umstande ist es zuzuschreiben, daß diese interessanten Formen noch so wenig bekannt sind.

Convoluta pelagica Löhner et Micoletzky.

(? 1851, *Gyrator viridis* Busch, W. Busch, Beob. wirbell. Seetiere, p. 117, t. 14, f. 11—14.

? 1891, *Convoluta schultzei* O. Schm. part., L. v. Graff, Organisat. d. Turbellaria Acoela, p. 63—66, t. 7, f. 11—17.

1910, *Convoluta henseni* Böhmig err., H. Micoletzky, Turbellarienfauna d. Golfes v. Triest, Arb. d. Zool. Inst. Wien. Tom. XVIII, S. 168—170.

1911, *Convoluta pelagica* n. sp., L. Löhner und H. Micoletzky, *Convoluta pelagica* n. sp. und *Monochoerus illardatus* n. g. n. sp., zwei neue Plankton-Acöla der Adria. Zoolog. Anz. Bd. XXXVII. S. 481—483.

1911, *Convoluta pelagica* Löhner et Micoletzky, L. Löhner, Zum Excretionsproblem der Acölen. Zugleich ein Beitrag zur Theorie der Vitalfärbung. Zeitschr. f. allgem. Physiologie. Bd. XII. Taf. V.)

In der von dem einen[1] von uns gegebenen Faunenliste des Golfes von Triest wurde die vorliegende Art mit einigem Vorhebalte als identisch mit *Convoluta henseni* Böhmig aufgeführt. Die genaue histologische Untersuchung und der Vergleich mit den von Prof. Dr. L. Böhmig gütigst zur Verfügung gestellten Originalpräparaten von *Convoluta henseni* förderte jedoch, trotz zweifelloser naher Verwandtschaft nicht unwesentliche, abweichende Merkmale zutage, die die Identität mit dieser Art ausgeschlossen erscheinen lassen. So waren es hauptsächlich histologische Verschiedenheiten im Aufbau der Haftscheibe und des Parenchyms, neben Unterschieden im Nervensystem und im männlichen Copulationsapparate, sowie das offenbare Fehlen der Zoochlorellen bei *Convoluta henseni*, die in dieser Hinsicht bestimmend wirkten, ganz abgesehen davon, daß die vorliegende Form dem adriatischen Faunengebiete angehört, während *Convoluta henseni* im tropischen Atlantischen Ozean, im Guinea- und Äquatorialstrom, aufgefunden wurde.

Weitgehende Übereinstimmung besteht ferner mit einer für die Adria ältest bekannten Acöle, mit *Convoluta schultzei* O. Schm. Die große Ähnlichkeit ließ selbstverständlich daran denken, daß unsre kleine *Convoluta pelagica* überhaupt nichts andres sei, als eine pelagisch lebende Jugendform der *Convoluta schultzei*. Daß wir es aber mit vollständig geschlechtsreifen Tieren zu tun haben, erhellt am besten daraus, daß die Bursa seminalis (Fig. 2, *bs*) stets von Spermamassen erfüllt war, während bekanntlich bei unreifen Tieren oder solchen, die erst die männliche Reife erlangt haben, die Bursa seminalis stets klein und unfertig erscheint und nie Spermatozoenballen enthält, selbst wenn schon das chitinöse Bursamundstück ausgebildet ist.

---

[1] H. Micoletzky, (14), S. 169.

Wie auf den folgenden Blättern gezeigt werden soll, sind die Abweichungen zwischen den beiden Formen jedenfalls so beträchtlich, daß eine Identifizierung nicht möglich und die Aufstellung einer eignen Art vollkommen gerechtfertigt erscheint.

Exterieurbeschreibung.

Convoluta pelagica erreicht eine Länge von 0,3—0,68 mm bei einer Breite bis zu 0,4 mm.

Die Körperform, die bei dem schwebenden oder kriechenden Tier (Fig. 4*a*) als längsoval bezeichnet werden darf, unterliegt weitgehenden Schwankungen. Das schmälere Hinterende verjüngt sich zu einer stumpfen Spitze, kann aber auch bei gewissen Kontraktionszuständen als stumpfes Schwänzchen abgesetzt erscheinen (Fig. 4*b*); das Vorderende ist in beträchtlichem Grade einziehbar (Fig. 4*c*), während die Seitenränder in ausgedehntem Maße eingeschlagen werden können (Fig. 2). Diesen Umständen ist es zu danken, daß die Gestalt des Tieres unter den Augen des Beobachters die verschiedensten Veränderungen durchmachen kann: bald erscheint es längsoval (Fig. 4*a*), bald scheibenförmig, bald wieder durch Einziehen des Vorderendes herzähnlich (Fig. 4*c*).

Die Unterseite des kriechenden Tieres ist abgeplattet, beim konservierten Material meist sogar etwas konkav, die Dorsalseite stets vorgewölbt. Dadurch ergeben sich gewisse Unterschiede gegenüber *Convoluta henseni* Böhmig, von deren Querschnittsbild angegeben wird, daß es nur im ersten Drittel plankonvex, sonst aber bis auf den schmalen Seiteneinschlag fast kreisrund erscheint[1].

Die Grundfarbe des Tieres (Fig. 1 und 2), ein lebhaftes Hellgrün, wird durch massenhaft vorhandene Zoochlorellen bedingt, die sich, besonders in den Seitenpartien klumpenförmig angehäuft, — seltener mehr diffus —, im Parenchym vorfinden.

Das dunkelorange bis rotbraun gefärbte Epithelialpigment (*pi*) tritt in keulenförmigen, das Niveau des Integumentes etwas überragenden Paketen auf und findet sich namentlich am Vorderende sehr häufig vor. Ältere Individuen zeichnen sich durch besonders reichliche Pigmententwicklung aus. Die in beträchtlichen Zwischenräumen auftretenden und dadurch eine Tüpfelung des ganzen Tieres bedingenden Pigmenthäufchen setzen sich hier wie bei allen Acölen aus kleinen, 2,5 μ langen und 1,5 μ breiten Pigmentstäbchen zusammen.

---

[1] Böhmig (1), S. 39.

Bei vorsichtigem Quetschen gelingt es unschwer, ein derartiges Pigmentpaket als Ganzes zu isolieren. Man hat dann ein mehr oder minder kugeliges Gebilde vor sich, dessen Mitte von den dichtgedrängten Pigmentstäbchen eingenommen wird, während sich in deren Umgebung eine zarte, durchsichtige Plasmamasse erkennen läßt. Man wird kaum fehlgehen, diese letztere als den Rest der epithelialen Bildungszelle und die Stäbchen als deren geformte Produkte anzusehen.

Die Pigmentpakete erreichen eine Länge von etwa 10 μ und eine Breite von 5—7 μ. Sie sind, im Gegensatz zu jenen der in der Färbung nahestehenden *Convoluta confusa* Graff, größer und derber als die entsprechenden Zoochlorellen, da sie dieselben an Länge um das Doppelte übertreffen, während ihr Breitendurchmesser dem der Zoochlorellen gleichkommt oder ihn wenigstens nicht beträchtlich überragt.

Anatomie und Histologie.

Das zu den vorliegenden Untersuchungen verwendete Material wurde in Sublimatlösung (konzentriert in physiologischer Kochsalzlösung) mit Eisessigzusatz (100 : 2) konserviert.

Von Färbungsmethoden wurden in Anwendung gebracht: für Totopräparate Bordeauxrot und Allauncochenille, für Schnittserien Ehrlichs Hämatoxylin-Eosin und Bordeaux-Eisenhämatoxylin.

Integument. Das die äußere Körperbedeckung darstellende Flimmerepithel (Fig. 5 u. 9) zeigt eine weitgehende Übereinstimmung mit dem von *Convoluta henseni*. Es besteht aus 3—4 μ hohen, undeutlich von einander abgegrenzten Zellen, in deren Basalteilen nur höchst spärlich kleine, runde Kerne wahrgenommen werden können. Auch bei der vorliegenden Form entbehrt das Epithel in einem zu einer »Haftscheibe« umgewandelten Bereiche seiner Bewimperung (Fig. 5). Dieses oval gestaltete Feld beschränkt sich auf das vordere Drittel der Ventralfläche; es besitzt also eine wesentliche geringere Ausdehnung als das entsprechende von *Convoluta henseni*. Das Epithel erniedrigt sich in diesem Bezirke bis zu einer Höhe von nur 2 μ und läßt bei stärksten Vergrößerungen auch die von Böhmig[1] beschriebene, stäbchenartige Struktur der Zellkörper erkennen, während Kerne wie Cilien vermißt werden. Der sonst nur schwach ausgebildete, kaum 3 μ dicke Hautmuskelschlauch zeigt hier eine ansehnliche Dickenzunahme (bis zu 12 μ), doch gelang es nicht, die für *Convoluta henseni* beschriebenen konzentrisch verlaufenden Fasern mit Sicherheit

[1] Böhmig (1), S. 39.

nachzuweisen. Wegen des Fehlens dieser Ringmuskulatur und der geringeren Größe erscheint die Haftscheibe von *Convoluta pelagica* morphologisch weniger scharf charakterisiert als jene von *Convoluta henseni*, doch steht ihre funktionelle Bedeutung außer Zweifel, da wir wiederholt Gelegenheit hatten zu beobachten, wie sich die Tiere an den Wänden der Aquarien oder an schwebenden Gegenständen anhefteten.

Bei dieser Gelegenheit sei erwähnt, daß auch bei *Convoluta schultzei* O. Schm. in dem entsprechenden Bereiche der Ventralfläche eine Dickenzunahme der Muskulatur und ein Niedrigerwerden des Epithels, aber nie in dem Grade wie bei *Convoluta pelagica*, zur Beobachtung kommt. Dagegen fehlt hier nie die Bewimperung.

Drüsen. Die birnförmigen, oft recht ansehnlichen Schleimdrüsen sind, im Gegensatze zu der Mehrzahl der Acölen, auf der Rückenfläche und an den Seitenteilen reichlich, auf der Ventralfläche recht spärlich vorhanden, während sie im Bereiche der Haftscheibe völlig fehlen. In außerordentlicher Menge finden sie sich dagegen am Vorderende vor, wo sie in einem gemeinsamen Mündungsfelde, aber mit gesonderten Ausführungsgängen mündend, die Stelle eines Frontalorgans vertreten.

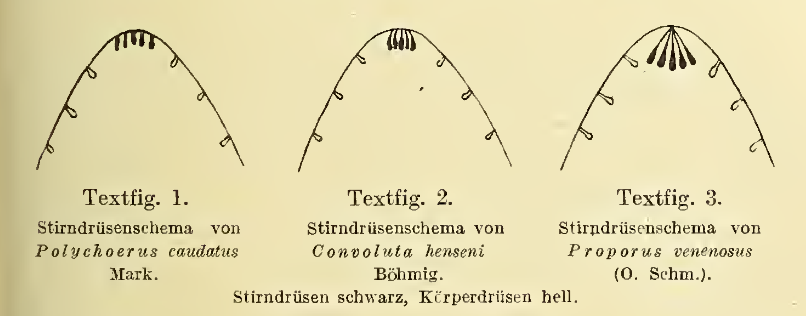
Die heute maßgebende Auffassung vom Frontalorgan der Acölen verdanken wir Graff[1], der uns gelehrt hat, in diesem so vielfach mißdeuteten und systematisch wichtigen Organe ein Gebilde drüsiger Natur zu sehen. Die in der Regel einzelligen Schleimdrüsen des Vorderendes werden von ihm unter dem Namen »Stirndrüsen« zusammengefaßt. Treten ihre Ausführungsgänge und Secretstränge zu einem mehr oder minder kompakten Bündel zusammen, das in einem scharf umschriebenen Felde an der Körperspitze ausmündet, so wird dieser Komplex als »Frontalorgan« (»Stirndrüse im engeren Sinne«) bezeichnet.

Von diesem Gesichtspunkt aus, kann man unter den Acölen zwei Gruppen unterscheiden. Bei der einen, in dieser Hinsicht wohl ursprünglicheren Formenreihe, fehlt das Frontalorgan und die zerstreuten Mündungen der Stirndrüsen übernehmen dessen Stellvertretung. Bei der andern kommt es durch allmähliche Verschmelzung der Drüsenausführungsgänge zur Ausbildung verschiedener Typen von Frontalorganen, von denen in den weitestgehenden Fällen (Genus *Otocelis*) selbst die Leiber der Drüsen nicht mehr abgesetzt erscheinen.

[1] v. Graff (8), S. 41 und (11), S. 1911.

Den ursprünglichsten Typus der ersten Gruppe verkörpert *Polychoerus caudatus* Mark[1] (Textfig. 1). Bei dieser Form trifft man in der Stirnregion nur kleine, einzellige, schlecht färbbare Schleimdrüsen mit gesonderten Ausführungsgängen an. Ihre Zahl ist relativ gering. Eine Abgrenzung ihres Mündungsbereiches erscheint undurchführbar.

Die nächste Entwicklungsstufe zeigt *Convoluta henseni* Böhmig[2] (Textfig. 2). Hier finden sich am Vorderende in »geradezu enormer Menge« meist einkernige, mitunter aber auch zweikernige Drüsen vor, die an Größe die sonstig vorhandenen Schleimdrüsen um das Doppelte bis Dreifache überragen; zugleich hebt sich bis zu einem gewissen



Textfig. 1. Stirndrüsenschema von *Polychoerus caudatus* Mark.

Textfig. 2. Stirndrüsenschema von *Convoluta henseni* Böhmig.

Textfig. 3. Stirndrüsenschema von *Proporus venenosus* (O. Schm.).

Stirndrüsen schwarz, Körperdrüsen hell.

Grade auch schon ihr Mündungsfeld von der Umgebung ab. Ohne Zweifel wird man nach der umstehenden Beschreibung auch die vorliegende *Convoluta pelagica* dem C. *henseni*-Typus zurechnen dürfen. Dazu muß nur bemerkt werden, daß das Vorhandensein von zweikernigen Drüsen hier nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden konnte.

Proporus venenosus (O. Schm.)[3] (Textfig. 3) vermittelt die Verbindung zu der mit einem Frontalorgan begabten, zweiten Acölengruppe. Die Ausführungsgänge der massenhaft vorhandenen ansehnlichen Stirndrüsen laufen, gegen das Körperende strahlenartig konvergierend, völlig selbständig nebeneinander her und stoßen erst kurz vor dem gemeinsamen Mündungsfelde zusammen. Wir haben es hier mit den ersten Ansätzen zu einem Frontalorgan, mit einer, wenn man so sagen darf, »punktförmigen« Vereinigung der Ausführungsgänge im Mündungsfelde, zu tun.

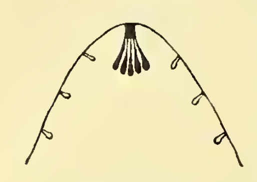
---

[1] Löhner (12), S. 460.

[2] Böhmig (1), S. 40.

[3] v. Graff (11), S. 1911.

Daß dieses Stadium lediglich durch fortschreitende Konfluenz der Drüsengänge zu einem typischen Frontalorgan hinüberführt, dürfte wohl ohne weiteres verständlich erscheinen. Als Beispiel hierfür sei *Convoluta roscoffensis* Graff[1] (Textfig. 4) angeführt, deren kleines und schmales Frontalorgan noch nicht ein Drittel der Entfernung zwischen dem Vorderende und der Statocyste einnimmt.



Textfig. 4.
Schema des Frontalorganes von *Convoluta roscoffensis* Graff.

Die verschiedenen Ausbildungstypen der Frontalorgane haben bereits von v. Graff[2] eine eingehende Würdigung erfahren, worauf verwiesen sei.

In histologischer Beziehung bieten die Schleimdrüsen von *Convoluta pelagica* ganz die von Böhmig[3] für *Convoluta henseni* geschilderten Verhältnisse. Das Färbungsvermögen der einzelnen Drüsen unterliegt je nach den verschiedenen Stadien der Secretbildung weitgehenden Schwankungen.

Am Hinterende befindet sich bei einigen Individuen ein größeres Bündel von Schleimdrüsen; damit ist der Ansatz zu einer Schwanzdrüse gegeben.

Rhabditen sind nicht vorhanden. Da Böhmig ihrer auch in der Beschreibung von *Convoluta henseni* keine Erwähnung tut, so scheinen sie auch dieser Art zu fehlen. Bemerkenswert ist es, daß nur noch für die beiden durch ihren Zoochlorellenreichtum ausgezeichneten grünen Convoluten *Convoluta schultzei* O. Schm. und *roscoffensis* Graff zurzeit das Fehlen dieser Bildungen mit Sicherheit festgestellt erscheint.

Unsre pelagische Acöle, entbehrt der für die beiden genannten grünen Convoluten so charakteristischen Sagittocysten, desgleichen auch der flaschenförmigen Drüsen und der Giftorgane.

Muskulatur. Der Hautmuskelschlauch zeigt, wovon man sich besonders an geeigneten Flächenschnitten (transversalen Längsschnitten [Fig. 5]) überzeugen kann, die für die Acölen typische Zusammensetzung. Zu äußerst liegt die dicht-, aber schwachfaserige Ringmuskelschicht, unter ihr die aus zwei sich kreuzenden Diagonalfasersystemen zusammengesetzte Diagonalmuskulatur; zu innerst folgen die kräftigen

---

[1] v. Graff (10), S. 23.

[2] v. Gaaff (11), S. 1912—1913.

[3] Böhmig (1), S. 40.

bis 0,8 μ breiten Längsmuskelfasern. Die Querschnitte der Fasern verhalten sich wie 1 : 2 : 3, so daß die Längsmuskeln die Ringmuskeln um das Dreifache an Stärke übertreffen.

Unter der dürftig entwickelten Parenchymmuskulatur überwiegt die dorsoventrale Verlaufsrichtung. Relativ am häufigsten finden sich diese Faserzüge in den vorderen Körperpartien vor.

Mund und Pharynx. Die Mundöffnung liegt am Beginn des zweiten Körperdrittels, öfters schon mehr der Körpermitte genähert (Fig. 2, *mu*), und ist von der weiblichen Geschlechtsöffnung etwa ebensoweit entfernt als diese von der männlichen.

Sie führt in einen kurzen Pharynx simplex, der sich als einfache Einstülpung und direkte Fortsetzung des äußeren Integumentes erweist.

Parenchym. Der Aufbau des Parenchyms zeigt in den Rand- und Centralpartien gewisse, wenn auch nur graduelle Unterschiede.

Das periphere Stützparenchym (Fig. 5) besteht in der Hauptsache aus einem Reticulum von festeren, unregelmäßigen Balken und Strängen, von denen nebst zelligen Einschlüssen, auch ein System von verschiedenartigen Hohlräumen und Lücken umschlossen wird. In seinen äußersten Schichten, namentlich auf der Ventralseite ist dieses Gewebe am dichtesten und kann hier, der Vacuolisierung fast ganz entbehrend, in einer schmalen Zone oft nahezu kompakt erscheinen; gegen das Innere wird das Gefüge allmählich lockerer, indem hier anscheinend intercelluläre Lückenbildungen auftreten.

Das Maschenwerk enthält runde bis ovale, gut färbbare Kerne (*pk*), deren Zugehörigkeit zu sternförmigen oder spindelförmigen Zellen sich allerdings schwer erkennen läßt. Jedenfalls wird man sich aber das Gerüstwerk durch Anastomosenbildung und Verschmelzung der Ausläufer solcher Zellen entstanden denken können, wie man nach Böhmig[1] vielleicht auch jene spärlich vorhandene, feinkörnige bis nahezu homogene Syncytialmasse, die die vacuolenartigen Lückenräume meist erfüllt, auf jene zurückführen könnte. Des öfteren scheinen einzelne Vacuolen auch jedes Inhaltes zu entbehren, während andre hinwieder sich bei Hämatoxylinfärbung außerordentlich intensiv blau färben und auf einen im Leben homogenen, flüssigen Inhalt schließen lassen. Zwischen den mehr oder weniger deutlich abgegrenzten sternförmigen Zellen des Gerüstwerkes kommen hier, wenn auch ziemlich spärlich und lange nicht so häufig als bei andern Arten, sogenannte »indifferente Zellen«, vorwiegend von Rundzellencharakter, am aller reich-

[1] Böhmig (1), S. 8.

lichsten aber die für *Convoluta pelagica* so bezeichnenden Zoochlorellen (vgl. S. 401) vor. Die indifferenten Zellen, die sämtlich das gleiche Aussehen besitzen, finden sich fast nur in den Randpartien und dürfen wohl als »freie Bindegewebszellen« (Fig. 5, *bz*) gedeutet werden. Sie treten übrigens bei der Massenhaftigkeit der Zoochlorellen (*zch*), mit denen sie bei oberflächlicher Betrachtung leicht verwechselt werden können, sehr in den Hintergrund.

Im Körperinnern treffen wir ein Maschenwerk von äußerst zarten Strängen mit vereinzelten, eingestreuten Kernen an, das allmählich, ohne merkliche Änderung in seinem histologischen Aufbau in das periphere Parenchym übergeht. Da zellige Elemente, die man mit einiger Berechtigung als »Freßzellen« bezeichnen könnte, nicht nachzuweisen waren, so wird man wohl dieses ganze zarte Gewebe zur Verdauung in Beziehung bringen dürfen und als »Verdauungsparenchym« aufzufassen haben, wiewohl es nicht die charakteristische Struktur eines solchen besitzt.

Bei *Convoluta henseni*, für die Freßzellen ebenfalls nicht beschrieben wurden[1], treten im Körperinnern stellenweise inselartige Kernanhäufungen auf, die von einer von kleinsten Lücken durchsetzten, plasmodiumartigen Gewebsplatte umgeben sind. Damit erscheint der Übergang zu jenen Formen (*Haplodiscus*, *Polychoerus*) angebahnt, bei denen sich das Verdauungsparenchym aus ansehnlichen Platten und Bändern einer feinkörnigen oder schaumigen Plasmamasse aufbaut.

Von allen bisher untersuchten Formen besitzt *Convoluta roscoffensis* Graff nach der von Graff gegebenen Beschreibung[2] und, wie wir hinzufügen können, auch *Convoluta schultzei* O. Schm. mit unsrer *Convoluta* die meiste Ähnlichkeit im Aufbau des Parenchyms.

Das Parenchym von *Convoluta roscoffensis* schildert Graff wie folgt: ». . . aber die Art der Verzweigung und die Bildung großer Lückensysteme neben lokalen Anhäufungen kleiner, eine schaumige Struktur des Parenchyms bedingender Hohlräume, die stellenweise Verbreiterung der Balken zu breiten Platten und schließlich auch das Verhalten des centralen Parenchyms zum peripherischen bleiben dieselben. Hier wie dort haben wir eine Verdichtung des letzteren zu beobachten, sei es durch Verkleinerung der Maschenräume, sei es durch ein Breiterwerden der Balken und Vermehrung der Parenchymkerne (*k*). Neben den das Parenchym durchsetzenden dorso-ventralen Muskel

[1] Böhmig (1), S. 40.

[2] v. Graff (8), S. 19.

(*mf*) finden sich auch hier freie Zellen (*kz*) im Parenchym, teils runde, teils mit amöboiden Fortsätzen versehene. Aber sie sind viel spärlicher als bei *Amphichoerus* und die Unterscheidung in »indifferente« und »Freßzellen« kann ich bei *Convoluta roscoffensis* nicht machen; es erscheinen vielmehr alle freien Parenchymzellen durch die homogene Beschaffenheit ihres Plasma als »indifferente« Zellen.«

Wir glauben dieser Beschreibung entnehmen zu können, daß auch hier das »centrale Parenchym« das Verdauungsparenchym verkörpert, während man die freien Zellen, die ja sämtlich gleichwertig zu sein scheinen, wohl auch hier als mesodermale »freie Bindegewebszellen« wird deuten können.

Zu den gleichen Ergebnissen führt auch die Parenchymuntersuchung von *Convoluta schultzei*, von der wir verschiedene Präparate zu untersuchen und zu vergleichen, Gelegenheit genommen hatten.

Es sei an dieser Stelle, um einem möglichen Mißverständniß vorzubeugen, noch ausdrücklich darauf verwiesen, daß die GRAFFsche Auffassung des Begriffes »Centralparenchym« und die hier beibehaltene von BÖHMIG gegebene Umgrenzung desselben sich nicht vollständig decken[1]. GRAFF bezeichnet mit dem Ausdrucke »Centralparenchym« lediglich die auf das Körperinnere beschränkten Partien dieses Gewebes, ganz gleichgültig welcher Herkunft und Zusammensetzung es auch sei, und stellt ihm nur das an das Integument angrenzende Randparenchym gegenüber, sofern es überhaupt durch morphologische Unterschiede zu einer Teilung des Parenchyms in diese beiden räumlich getrennten Kategorien gekommen ist. Für den BÖHMIGschen Begriff« Centralparenchym« stimmt die hier gegebene Definition nur in jenen Fällen, in denen die Verdauung durch amöboide Freßzellen besorgt wird. Überall dort, wo sich ein örtlich begrenztes, entodermales Verdauungsparenchym herausgebildet hat, wird dieses nicht mehr dem Centralparenchyme zugerechnet, sondern dieser letztere Name lediglich auf das restliche, das Körperinnere ausfüllende, mesodermale Stützparenchym beschränkt. In dieser Hinsicht erscheint also der Begriff »Centralparenchym« hier wesentlich enger umgrenzt, als er von GRAFF gebraucht wird.

Von dem einen[2] von uns wurde der Versuch eines neuen Einteilungsschemas des Acölenparenchyms gegeben, wobei das Hauptgewicht auf das Vorhandensein oder Fehlen der Freßzellen und des Verdauungs-

---

[1] Vgl. auch die Ausführungen L. LÖHNER (12), S. 464—473.

[2] LÖHNER (12), S. 474.

parenchyms und auf gewisse histologische Besonderheiten des Stützparenchyms gelegt wurde. Die Einteilung war folgende:

I. Haupttypus. Freßzellen vorhanden. Verdauungsparenchym fehlend.
  1. Typus. Stützparenchym einheitlich.
  2. Typus. Stützparenchym in Rand- und Centralparenchym geschieden.

II. Haupttypus. Verdauungsparenchym vorhanden. Freßzellen fehlend.
  3. Typus. Stützparenchym einheitlich.
  4. Typus. Stützparenchym in Rand- und Centralparenchym geschieden.

Die Beantwortung der Frage, in welcher Weise die Einordnung der grünen Convoluten nach diesem Schema stattzufinden habe, fällt nach den vorausgegangenen Ausführungen nicht schwer.

Das Parenchym der angeführten Arten wird dadurch charakterisiert, daß ein zartmaschiges Verdauungsparenchym vorliegt, das allerdings nicht jene mächtigen, schaumigen Fladen und Platten erkennen läßt, die man z. B. bei den Genera *Haplodiscus* oder *Polychoerus* zu sehen gewöhnt ist, während Freßzellen fehlen. Das Stützparenchym läßt eine deutliche Scheidung in ein Rand- und Centralparenchym nicht erkennen. Die Arten *Convoluta pelagica*, *schultzei*, *roscoffensis* und *henseni* sind demnach dem dritten Parenchymtypus einzuordnen.

Nervensystem. Das Gehirn unsrer Form weicht nur wenig vom charakteristischen *Convoluta*-Typus (*Convoluta roscoffensis* Graff) ab. Bei einer Gesamtkörperlänge eines Tieres von ungefähr 450 μ ergeben sich für das Gehirn folgende Größenverhältnisse: 40 μ Höhe, 50 μ Länge und 60 μ Breite. Seine Form unterscheidet sich demnach etwas von der des *Convoluta roscoffensis*-Gehirnes. Während bei dieser außerordentlich langgestreckten Art auch das Gehirn länger denn breit erscheint, überwiegt hier, — die Maße konnten allerdings nur an konservierten Tieren bestimmt werden, für die ja gewisse Kontraktionszustände in Rechnung gezogen werden müssen, — die Breiten- über die Längenausdehnung. Wir haben es mit einem in der Aufsicht trapezoidähnlichen Gehirn zu tun, das sich nach hinten verbreitert. Da *Convoluta pelagica* nur diffus verlaufende Stirndrüsen besitzt, so fehlt naturgemäß auch eine durch den Durchtritt des Frontalorgans bedingte Lücke in den Vorderpartien des Gehirns. Infolgedessen kann man die paarigen vordersten Hirnanteile hier nicht

als Frontalganglien (GRAFF) bezeichnen, sondern sie nur solchen gleichsetzen. Die sich anschließenden, ansehnlicheren Hauptganglien besitzen ungefähr in der Mitte ihrer Ventralfläche eine Aushöhlung, in der sich die Statocyste vorfindet.

Aus dem Gehirn entspringt eine Anzahl von Längsnervenstämmen, von denen der Randnerv und die beiden dorsalen Längsnerven am augenfälligsten hervortreten. Das Ursprungsgebiet, wie der Verlauf dieser Nerven kann als vollkommen typisch bezeichnet werden. Die einwurzeligen inneren dorsalen Längsnerven erscheinen auch hier als die direkte caudale Fortsetzung der Hauptganglienmasse, während die beiden Wurzeln der äußeren dorsalen Längsnerven einerseits den den Frontalganglien entsprechenden Partien, anderseits den seitlichen Anteilen der Hauptganglien entstammen. Das Wurzelgebiet der Randnerven ist ausschließlich durch die Frontalganglienregion gegeben. Sehr leicht zu übersehen, jedoch immerhin noch mit Sicherheit nachzuweisen, sind die beiden schwach entwickelten Paare der ventralen Längsnerven. Sowohl das innere als auch das äußere dieser beiden Paare steht an Stärke den übrigen Längsstämmen beträchtlich nach. Das Vorderende dürfte durch zarte, aus der Frontalganglienregion hervorgehende Nerven versorgt werden, doch sind wir außerstande hierüber genauere Angaben zu machen, wie überhaupt die Untersuchung des wenig distinkten und unscharf abgegrenzten Nervensystems dieser winzigen Acöle bei der Anwendung der gewöhnlichen Färbungsmethoden auf ziemliche Schwierigkeiten stößt.

Die Ganglienzellen treten gegenüber den faserigen Elementen (LEYDIGsche Punktsubstanz) sehr in den Hintergrund. Auch ihre Kerne, die sonst meist schon bei Hämatoxylin-Eosintinktion durch histologsiche Besonderheiten in die Augen springen, lassen sich hier kaum von Parenchymzellkernen unterscheiden. Nur bei der Färbung mit Eisenhämatoxylin erhält man bessere Ergebnisse.

Ein Vergleich des Nervensystems unsrer Convoluta mit dem der nächst verwandten Arten, läßt, wie gezeigt, eine auffallende Übereinstimmung mit *Convoluta roscoffensis* erkennen. Die einzigen Unterschiede bestehen in der etwas abweichenden, gedrungeneren Gestalt und in dem Fehlen einer durch ein Frontalorgan bedingten Gehirnlücke. Im Gegensatz dazu besitzt *Convoluta henseni* nach BÖHMIG ein viel einfacheres, reduziertes Nervensystem, da sich das Gehirn bei dieser Art aus nur einem Ganglienpaare zusammensetzt, das sich ganz allmählich in ein einziges Paar ansehnlicher, stark der Ventralfläche genäherter Längsnervenstämme fortsetzt. Anschließend sei ferner

erwähnt, daß das Nervensystem von *Convoluta schultzei* mit jenem von *Convoluta pelagica* übereinstimmend gebaut ist. So sind von den Nerven auch hier die Randnerven am stärksten, die dorsalen Längsnerven schwächer und die ventralen äußerst schwach ausgebildet.

Sinnesorgane.

a. Augen. *Convoluta pelagica* besitzt zwei kleine, strohgelb gefärbte Augenflecke, deren Nachweis jedoch, was ausdrücklich hervorgehoben werden muß, stets nur am lebenden Objekte, nie am konservierten gelang, selbst wenn Schnittserien wie Totopräparate diesbezüglich einer genauen Untersuchung unterzogen wurden. Infolgedessen stimmen wir Graff[1] vollkommen bei, wenn er für alle als augenlos geltenden Formen, die, wie z. B. *Convoluta henseni*, nur nach konservierten Exemplaren beschrieben werden konnten, eine weitere Lebenduntersuchung zur Entscheidung dieser Frage als unbedingt nötig erachtet. Daß aber selbst am lebenden Tiere die Augen sehr leicht übersehen worden können, geht vielleicht am besten daraus hervor, daß wir uns bereits ziemlich lange Zeit mit der Lebenduntersuchung dieser Form, — die wir damals allerdings mit der als augenlos geltenden *Convoluta henseni* identifizierten —, beschäftigten, ehe wir auf die Augenflecke aufmerksam wurden. Daß man sie so leicht übersieht, findet seine Begründung in der auffallenden Ähnlichkeit in Form und Farbe mit den braungelben Epithelialpigmentpaketen, die sich gerade am Vorderende am reichlichsten vorfinden. Anläßlich von zu bestimmten Zwecken[2] vorgenommenen Vitalfärbungsversuchen ließ sich die Tatsache feststellen, daß die Pigmentstäbchen bei der Färbung mit Neutralrot diesen Farbstoff reichlich aufnehmen und fast schwarz erscheinen, während die gelben Augenflecke unverändert bleiben und deshalb deutlich erkennbar hervortreten.

Einmal darauf aufmerksam geworden, war es nicht schwer, die Augen auch an nicht vorbehandelten Tieren nachweisen zu können, zumal die stets konstante Lage und ein, wenn auch geringer Unterschied im Farbenton, sowie die im Vergleich zu den Pigmentpaketen durchschnittlich geringere Größe das Auffinden erleichterten. Da zudem die Augen einem andern Niveau als die Pigmentpakete angehören, gelingt nie eine gleichzeitige scharfe Einstellung. Nur eine etwas tiefere Einstellung, die ein klares Bild des Statolithen gibt, läßt auch die Umrisse der Augenflecke deutlich hervortreten.

[1] v. Graff (11), S. 1944.

[2] L. Löhner, Zum Excretionsproblem der Acölen.

Die stets nur in der Zweizahl vorhandenen, unregelmäßig begrenzten Augenflecke liegen genau in der Querebene der Statocyste und sind von dieser etwas weniger entfernt als vom Körperrande (Fig. 2, *au*). Ihre Länge beträgt 8—10 μ, ihre Breite 4—7 μ; die Gestalt ist also ausgesprochen langgestreckt und die längere Achse ist zur Hauptachse des Körpers gleich gerichtet. In histologischer Beziehung sind sie dem einfachsten Typus der Turbellarienaugen zuzurechnen; sie erweisen sich als epitheliale Pigmentfleckaugen. Ihre Bildungselemente sind polygonalen Epithelzellen zugehörige, kugelige Pigmentkörnchen, deren Farbe am ehesten als strohgelb bezeichnet werden kann. Der Ton des übrigen Epithelialpigments unterscheidet sich hiervon durch eine stärkere Beimischung von Rot.

b. Statocyste. Die Statocyste liegt, wie durch Lebendmessungen an ausgewachsenen, nicht kontrahierten Tieren ermittelt werden konnte, noch innerhalb des ersten Körperviertels (Fig. 1—4, *st*). Während sie im lebenden Tiere fast Kugelgestalt (Durchmesser = 20 μ) besitzt, erscheint sie an Schnittpräparaten meist dorsoventral etwas abgeplattet. Aus Querschnittsbildern geht hervor, daß sie in Hinblick auf die Verticalebene fast genau der Körpermitte zugehört. Wie schon früher (vgl. S. 393) ausgeführt wurde, findet sich die Statocyste in einer ventralen Ausbuchtung der Hauptganglien vor und wird — ganz das typische Verhalten — von einem halbkreisförmigen Statocystennerven in Schwebe erhalten, der seinen Ursprung aus den an die Aushöhlung angrenzenden Hirnpartien nimmt.

Der Aufbau der Statocystenwand stimmt mit den für die Genera *Haplodiscus*[1] und *Polychoerus*[2] bekannt gegebenen Befunden völlig überein. An eine äußere, strukturlose, schlecht sichtbare Membran schließt sich nach innen eine zweite, dickere, doppelkonturierte an, der zwei platte, plasmaumhüllte Kerne zuzurechnen sind. Beide Kerne gehören der dorsalen Hälfte der Statocyste an und liegen in der Querachse einander gegenüber gestellt.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse auch bei *Convoluta schultzei* O. Schm., nur sind bei dieser Art die beiden Kerne der inneren Statocystenmembran etwas mehr gegen die Dorsalseite verschoben und deshalb einander beträchtlich näher gerückt.

Wesentlich anders scheint dagegen die Statocystenwand bei der so nahe verwandten *Convoluta henseni* gebaut zu sein, da sie

---

[1] Böhmig (1), S. 22.
[2] Löhner (12), S. 484.

Böhmig[1] folgendermaßen beschreibt: »Die Otocystenwandung setzt sich aus zwei Schichten zusammen, einer strukturlosen, ziemlich stark färbbaren, dickeren, äußeren und einer dieser dicht angeschmiegten inneren, welcher in der dorsalen Hälfte zwei platte Kerne anliegen.«

Der konvex-konkave bis plan-konvexe Statolith von *Convoluta pelagica* besitzt an seinem Rand zarte Kerben und erscheint demgemäß leicht radiär gestreift, wie er bei stärkerem Quetschen auch meist in rosettenförmige Spaltstücke zerfällt. Besonders an mit Eisenhämatoxylin gefärbten Schnittserien tritt sein kugeliger, central gelegener, homogen und intensiv gefärbter Kern auf das Deutlichste hervor.

Wie aus der Untersuchung lebender Objekte hervorgeht, wird die Statocyste von einer ungefärbten Statolymphe erfüllt. Im Hinblick auf die Suspension des Statolithen kann so viel gesagt werden, daß ein von der ventralen Wand der Statocyste vorspringender plasmatischer Zapfen, wie ihn Graff[2] am lebenden *Amphiscolops cinereus* (Graff) nachweisen konnte, hier jedenfalls nicht vorliegt.

Dem Statolithen kommt ein recht beträchtliches Exkursionsvermögen zu, jedoch nicht in dem Maße wie man es unter den gegebenen Größenverhältnissen von einem in einer Flüssigkeit vollkommen frei suspendierten Körper erwarten müßte. Im Ruhezustand wird stets eine Gleichgewichtsstellung eingenommen, in der Art, daß der Statolith seine konkave Fläche, gewissermaßen seine Grundfläche, nach unten kehrt. Wenn das Tier sich lebhaft bewegt, besonders in dem Moment, da das ausgestreckte Vorderende rasch zurückgezogen und gesenkt wird, kann die Beobachtung gemacht werden, daß der Statolith eine beträchtliche Lageveränderung erleidet. Er erscheint dann um fast 90° gedreht, so daß sich ein Stück seines gekerbten Randes der Dorsalfläche zukehrt, während seine konvexe Kuppe an die Vorderwand der Statocyste anstößt. Eine über den angegebenen Wert hinausgehende Drehung, eine vollständige Umkehrung oder gar ein Hinundherwälzen des Statolithen, wie es ein frei schwebendes Konkrement vollführen dürfte kommt nicht vor. Der Statolith kehrt sodann sehr rasch in seine Ausgangsstellung zurück, ganz so als würde er durch eine elastische Suspensionsvorrichtung dahin zurückgeführt. Man könnte deshalb daran denken, das zarte, vielleicht elastische Fädchen eine Verbindung zwischen Statolith und Statocystenwand herstellen, wie wohl solche weder

[1] Böhmig (1), S. 41.

[2] v. Graff (8), S. 40.

am lebenden Objekt noch am Schnittpräparat gesehen werden konnten. Die Annahme eines derartigen Aufhängeapparats entbehrt nicht der realen Grundlage, da solche Bildungen bereits von BÖHMIG[1], für *Haplodiscus ovatus* Böhmig, allerdings nur am konservierten Objekt, nachgewiesen wurden. Die geschilderten Beobachtungen lassen aber noch eine andre Deutung zu. Jene Bewegungserscheinungen des Statolithen würden bis zu einem gewissen Grade auch verständlich, wenn man der Statolymphe eine mehr zähe, sulzige Konsistenz zuschriebe.

Die wenigen hier mitgeteilten Beobachtungen unterstützen jedenfalls die Auffassung der Statocyste als statischen Organs und sind insofern interessant als sie eine gewisse Analogie mit den statischen Apparaten höherer Tiere erkennen lassen. Hier wie dort scheint es die gleiche physikalische Grundlage, das Trägheitsprinzip, zu sein, auf die sich der Bau dieser Organe gründet. Die Druckreize, die eine derartige Berührung des Statolithen mit der Statocystenwand verursacht, vielleicht noch vermehrt durch Zugreize vermittels des hypothetischen Aufhängeapparates, sind sicherlich geeignet, dem Tiere die Orientierung im Raume und, was besonders für pelagische Formen sehr wichtig sein dürfte, speziell auch die Orientierung zur Lotlinie, zu ermöglichen.

Geschlechtsapparat.

Die Strecke zwischen Mund und Hinterende wird durch die beiden Geschlechtsöffnungen in drei gleichweit voneinander entfernte Abschnitte zerlegt. Da die Mundöffnung am Beginne des dritten Körperfünftels gelegen ist, so fällt die weibliche Geschlechtsöffnung in den Beginn des vierten, die männliche in den des fünften Körperfünftels.

Männliche Geschlechtsorgane. Die follikulären Hoden, die sich in zwei zur Mittelebene symmetrisch angeordneten Feldern vorfinden, beginnen in der Hirnregion, mitunter selbst noch vor der Statocyste, und erstrecken sich nach rückwärts bis in die Nähe der weiblichen Geschlechtsöffnung. Sie liegen, abweichend von den meisten übrigen Acölen und in Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei *Convoluta schultzei* und *Convoluta henseni*, auffallend weit ventral verlagert und stets lateral von den Ovarien.

Die Spermatozoen (Fig. 8) erreichen eine Länge von 270 μ, das ist mehr als ein Drittel der Gesamtkörperlänge und sind demnach als

---

[1] BÖHMIG (1), S. 22.

relativ sehr lang zu bezeichnen. Sie sind dem Typus der *Convoluta roscoffensis* und *schultzei* zuzurechnen, »deren Spermatozoen im übrigen als fadenförmig mit vorderer Geißel bezeichnet werden können« und »erweisen sich durch ihre, auf eine kurze Strecke, das Vorderteil des Fadens einsäumenden, schmalen Säume als eine Zwischenform zwischen den ungesäumten und gesäumten Spermatozoen«[1]. Um den von einer dünnen Schicht hellen Plasmas überzogenen, gekörnten Centralfaden zur Darstellung zu bringen, empfiehlt sich die Vitalfärbung eines Tieres mit Neutralrot und die nachherige Isolierung der Spermatozoen durch Zerquetschen desselben. Die vordere Geißel (*vg*) und das Randplasma (*s*) bleiben ungefärbt, während in den Centralpartien (*zf*) eine rosenkranzähnlich angeordnete Kette eng aneinander schließender, mehr oder minder deutlich rot gefärbter Kügelchen hervortritt. Gegen das Schwanzende zu verschwindet diese regelmäßige Anordnung; die durch ungefärbte Zwischenräume voneinander getrennten Kügelchen werden spärlicher und fehlen den Endabschnitten meist vollständig. Mitunter ließ sich in den Mittelpartien auch eine Anordnung der Körnchen in Doppelreihen beobachten. Diese Körnchen sind präexistierende Gebilde und nicht etwa Folgen einer Schädigung durch die Vitalfärbung, da sie auch schon am ungefärbten Objekt, wenn auch in viel geringerem Grade, dank ihres von dem umgebenden Plasma verschiedenen Lichtbrechungsvermögen hervortreten. Derartig gefärbte Spermien bekunden ihre Lebensfrische durch lebhafte Bewegungen. Spermamassen sind es auch, die bei der Vitalfärbung mit dem genannten Farbstoff als außerordentlich intensiv gefärbte Ballen innerhalb des Tierkörpers hervortreten und, ohne Einbuße ihrer Lebensfähigkeit, auch ein bedeutendes Farbspeicherungsvermögen besitzen. Bei Tieren, von denen durch mehrstündiges Halten in reinem Meerwasser der Farbstoff zum Großteile wieder ausgeschieden wurde, sind es unter anderm gerade die Spermaballen, die noch immer in leuchtendem Rot hervortreten.

Spezifische, mit epithelialer Wandauskleidung versehene Vasa deferentia fehlen; ihre Stelle wird wahrscheinlich durch ein System präformierter Parenchymlücken vertreten, die die Spermazüge zum Copulationsorgan leiten.

Penis. Das männliche Copulationsorgan (Fig. 9), das sich am Anfang des letzten Körperfünftels vorfindet, zeigt im wesentlichen den typischen *Convoluta*-Charakter (Penistypus *A* [Böhmig[2]])

[1] v. Graff (11), S. 1952.

[2] Böhmig (1), S. 24 und v. Graff (11), S. 1954.

Es ist ein eiförmiges, gegen die männliche Geschlechtsöffnung nahezu senkrecht gestelltes Gebilde, dessen Länge, gemessen am konserviertem Objekt, 100 μ und dessen Breite 70 μ beträgt. Diese Maße übertreffen beträchtlich den nur 73 μ langen und 40 μ breiten Penis der *Convoluta henseni*.

Das platte Epithel des Antrum masculinum (*am*) findet seine direkte Fortsetzung in dem 9,5 μ hohen Cylinderepithel (*prep*) des »Penisrohres«, dessen radiär gestreifte, kaum gefärbte Zellen die Kerne in den Basalpartien enthalten. An das Epithel setzt sich eine zarte Längsmuskellage (*prlm*) und an diese eine mehrschichtige, 3,5 bis 5,7 μ dicke Ringmuskulatur (*prrm*) an; beide Muskelschichten dürften auf die Antrummuskulatur und indirekt auf den Hautmuskelschlauch zurückgeführt werden, dessen Ringfasern zur Längs- und dessen Längsfasern zur Ringmuskulatur des Penisrohres werden.

Das Penisrohr (*pr*) wird von einem gut entwickelten »Penissacke« (Penisscheide[1]) (*ps*) umschlossen, dessen Wandung sich aus einer äußeren Ring- (*psrm*), einer inneren Längsmuskelschicht (*pslm*) und einem inneren auskleidenden Wandungsepithel (*psep*) zusammensetzt. Ob diese mitunter etwas verflochtenen Muskeln gleich wie die Penisrohrmuskulatur auf die Antrummuskulatur zurückgeführt werden dürfen, entstanden aus einer Spaltung derselben, oder ob sie aus Parenchymmuskeln hervorgegangen sind, wagen wir nicht zu entscheiden, doch scheint uns letzteres wahrscheinlicher zu sein.

Das Wandungsepithel des Penissackes (*psep*) dürfte drüsiger Natur sein und von ihm dürfte das Körnersecret herrühren, das sich dem im Lumen des Sackes außerordentlich reichlich vorhandenen Sperma (*sp*) beimischt. Die Spermazüge, die von beiden Seiten her in das blinde Ende des muskulösen Penissackes eintreten, bilden nicht, wie man es gewöhnlich zu sehen gewöhnt ist, nur in der nächsten Umgebung des inneren, offenen Endes des Penisrohres eine samenblasenähnliche Anhäufung, sondern erfüllen die gesamte Lichtung des Sackes, auf diese Weise das Penisrohr fast in seinem ganzen Verlauf in einer geschlossenen Schicht umhüllend.

Eine Vesicula seminalis, wie sie Böhmig für *Convoluta henseni* beschreibt, die kapuzenartig den Penissack umgibt, wie letzterer das Penisrohr, kommt hier nicht vor.

[1] Der Ausdruck »Penistasche« ist hierfür zu vermeiden, da damit bei Formen wie *Amphiscolops langerhansi* (Graff) und *Polychoerus caudatus* Mark ein proximaler, trichterförmiger Anteil des Antrum masculinum, der die vorragende »Penispapille« umfaßt, bezeichnet wird.

Weibliche Geschlechtsorgane. Die bei der Lebenduntersuchung oft schwer wahrnehmbaren weiblichen Gonaden sind als typische, einer Ovarialmembran entbehrende Ovarien (Fig. 5, *ov*) zu bezeichnen, an deren Lateralseite die Hodenfelder dicht angelagert erscheinen.

Die Rolle der Oviducte wird von Parenchymlücken übernommen, die gegen das Antrum femininum konvergieren. In dieses letztere ragt auch das chitinöse Mundstück der Bursa seminalis. Die Wand der kugelförmigen Bursa setzt sich aus zarten Parenchymzügen und vereinzelten Muskelfasern zusammen; die Frage, ob ein Wandungsepithel vorhanden oder nicht, können wir nach unsern Präparaten leider ebensowenig mit Sicherheit entscheiden als die früheren Untersucher von Convoluten. Wir möchten aber glauben, eine Antwort im bejahenden Sinne geben zu können, mit der Einschränkung, daß diesem Epithel drüsiger Charakter zukomme und daß es deshalb mannigfachen Umwandlungsprozessen unterworfen sei.

Das länglich cylindrische, meist leicht gekrümmte chitinöse Bursamundstück ist an seinem centralen Ende von einem Drüsenkranze umgeben und kann eine Länge bis zu 60 μ erreichen, während die Breite kaum ein Vierteil davon beträgt. In seinem feineren Bau zeigt es völlige Übereinstimmung mit den entsprechenden Bildungen der übrigen Convoluten.

Die für *Polychoerus caudatus* Mark beschriebenen[1] drei gesonderten Zonen des Mundstückaufbaues: geringeltes Chitinrohr, Lamellenschicht und Matrix lassen sich am Convolutenmundstück meist nicht mit der gleichen Deutlichkeit abgrenzen. Die viel breiteren ansehnlichen Platten des Centralteiles (Fig. 10, *chr*) gehen hier meist mehr unvermittelt in die granulierten Matrixzellen (*ma*) über.

Biologische Bemerkungen.

Convoluta pelagica darf eine ausgesprochen pelagische Form genannt werden, die die Küstennähe meidet und daher normalerweise nicht im Hafengebiete von Triest vorkommt. Das von uns gefischte Material stammt von der Westküste Istriens, vorwiegend von der Höhe von Pirano. Der Fang wurde um so reichlicher, je weiter man nach dem Süden kam und bei Rovigno gehört diese Art in den Herbstmonaten geradezu zu den Leitformen des Planktons.

[1] Löhner (12), S. 496—497.

Nur hin und wieder, wenn südliche Störmungen das Oberflächenplankton der Hochsee nach der nordöstlichen Ecke der Adria trieben, konnte unsre Convolute auch im Plankton des Golfes von Triest zahlreicher aufgefunden werden.

Das Maximum des Auftretens fällt in die Herbstmonate (Mitte September bis Mitte November). Diese Zeit darf auch als die Geschlechtsperiode angesehen werden, wie wohl sich auch im Mai geschlechtsreife Tiere mitunter nachweisen ließen.

Die Nahrung unsrer äußerst gefräßigen Convolute besteht fast ausschließlich in pelagischen Copepoden, von denen an Körperlänge kaum nachstehende Individuen bewältigt und durch die stark erweiterungsfähige Mundöffnung — oft sogar zu zweit nacheinander — in das Körperinnere gepreßt werden (Fig. 3*a* und *b* [*fr*]). Mitunter finden sich unter den Fraßkörpern auch Diatomeen (*Coscinodiscus*-Arten) vor. Der Umstand, daß man merkwürdigerweise Diatomeen bei allen, auch den räuberischen Acölenarten, die große Mengen tierischer Nahrung zu sich nehmen, recht häufig antrifft, spricht dafür, daß diese pflanzlichen Gebilde direkt als Nahrungsobjekte und nicht nur zufällig mit tierischen Fraßkörpern aufgenommen werden.

Durch die Anordnung der Zoochlorellen weicht *Convoluta pelagica* merklich von allen übrigen grünen Convoluten ab. Während sie sich bei diesen immer mehr oder weniger gleichmäßig und diffus verstreut im Parenchym vorfinden, überwiegt hier die Anhäufung zu klumpenförmigen Gebilden, zwischen denen völlig algenfreie, vollkommen durchsichtige Körperpartien hervortreten (Fig. 1 und 2). Die mächtigsten Zoochlorellenanhäufungen finden sich beiderseits der Mittelebene, während diese selbst, sowie die vor der Statocyste gelegenen Regionen in der Regel damit recht spärlich bedacht erscheinen. Nur in Ausnahmefällen zeigen auch Individuen dieser Art eine annähernd diffuse Verteilung der Zoochlorellen.

Obzwar die »grünen Zellen« hauptsächlich nur im peripheren Stützparenchym vorkommen, so trifft man doch vereinzelte auch regelmäßig in den Centralpartien desselben an.

Die in *Convoluta pelagica* lebenden Zoochlorellen besitzen einen Durchmesser von durchschnittlich 5—6 μ. In ihrem Bau ähneln sie den von Haberlandt[1] untersuchten und beschriebenen Zoochlorellen der *Convoluta roscoffensis* Graff. Der größte Teil der Zelle

[1] Haberlandt (8), S. 75—90.

wird von einem »muldenförmigen« Chloroplasten eingenommen, dem gegenüber das farblose Zellplasma sehr in den Hintergrund tritt. Im Centrum des Chloroplasten findet sich ein relativ großes, bald kugeliges, bald etwas plattgedrücktes Pyrenoid eingelagert vor. Der stets in der Einzahl vorhandene, dem Chloroplasten meist unmittelbar anliegende Zellkern befindet sich im farblosen Plasma. Entgegen dem nach OLTMANNS[1] typischen Verhalten bei *Chlorella* fanden wir in Übereinstimmung mit HABERLANDT[2] die Kerne bei den marinen *Chlorella*-Arten fast stets nicht in der Zellmitte, sondern mehr oder minder exzentrisch gelagert vor. Bei Eosin-Hämatoxylinfärbung (Fig. 6) erscheint der Chloroplast hellviolett, das Pyrenoid durch Eosinspeicherung leuchtend rot, der intensiv färbbare Kern dunkelviolett tingiert. Eisenhämatoxylinfärbung (Fig. 7) gibt in bezug auf Chloroplast und Kern, dessen Chromatingerüst dann deutlich hervortritt, prägnantere Bilder, während das Pyrenoid nur als kaum oder nicht färbbare, blasse Ausnehmung festgestellt werden kann.

Im Gegensatz zu den von HABERLANDT[3] für die Chlorellen von *Convoluta roscoffensis* Graff gemachten Angaben konnten wir dagegen hier, wie bei den andern untersuchten Formen den Besitz einer Zellenmembran feststellen.

Gleich gebaut sind auch die etwas größeren, durchschnittlich 7—7,5 μ messenden Zoochlorellen von *Convoluta schultzei* O. Schm. In den Dorsalpartien liegen sie oft so dicht gedrängt, — obwohl es nie zu Klumpenbildung wie bei *Convoluta pelagica* kommt —, daß sie infolge des gegenseitigen Druckes nach einer Richtung ausgezogen und ovoid gestaltet erscheinen.

Convoluta pelagica zeigt wie alle übrigen Zoochlorellen beherbergenden Convoluten positiven Heliotropismus und sammelt sich schon nach kurzer Zeit im Planktonglas an der dem Lichteinfalle zugewendeten Seite an.

Das ziemlich lebhafte Tier besitzt einen ähnlichen Bewegungstypus wie *Convoluta schultzei* O. Schm.[4] und setzt der Lebenduntersuchung durch krampfhafte Bewegungen beträchtliche Hindernisse entgegen, obwohl es sonst dank seiner Durchsichtigkeit und relativen Widerstandsfähigkeit als ein recht günstiges Objekt hierfür bezeichnet werden darf. In den kühleren Herbstmonaten gelang es *Convoluta*

[1] OLTMANNS (15), Bd. I, S. 184.

[2] HABERLANDT (8), S. 78.

[3] HABERLANDT (8), S. 76.

[4] v. GRAFF (8), S. 63.

pelagica in Zweilitergefäßen fast 3 Wochen lebend zu erhalten; dagegen scheint sie Bahntransporte schon nicht mehr zu vertragen, wenigstens mißlangen diesbezügliche Versuche, lebendes Material von Triest nach Graz kommen zu lassen.

Zur Systematik der »grünen Convoluten«.

Wir haben es bereits eingangs für merkwürdig erklärt, daß die so überaus häufige und charakteristische *Convoluta pelagica* bisher vollkommen unbekannt geblieben sein soll. Bei Berücksichtigung der einschlägigen Literatur erscheint es uns nun tatsächlich nicht unwahrscheinlich, daß diese Art gelegentlich auch schon früheren Untersuchern vorlag, aber wohl stets mit *Convoluta schultzei* O. Schm. identifiziert wurde.

Wir halten es aber auch nicht für unmöglich, daß die Beschreibung und Abbildung eines als *Gyrator viridis* n. sp. bezeichneten Turbellars, die von W. Busch bereits im Jahre 1851 in einer mit der Fauna der Adria sich befassenden Arbeit[1] gegeben wurde, auf *Convoluta pelagica* bezogen werden darf. Zur Klärung des Sachverhaltes wird es vielleicht wünschenswert erscheinen, diese Angaben, so sonderbar sie auch bei der heutigen Kenntnis der Turbellarienanatomie anmuten, ganz hier abzudrucken, zumal die genannte Quelle nicht allgemein zugänglich sein dürfte. Die betreffende Stelle lautet:

»Diesen Namen «(*Gyrator viridis*)» gebe ich einer ein Zehntel bis ein Achtel Linie großen Turbellarie aus dem adriatischen Meere bei Triest. Wie schon der Speciesname besagt, ist das Tier von grüner Farbe, welche so lebhaft ist, daß man es trotz seiner geringen Größe schon erkennt wenn es im Glase schwimmt. Seine Bewegungen sind vermöge der zahllosen es bedeckenden Cilien so außerordentlich schnell, daß die Beobachtung unter dem Mikroskop sehr erschwert wird; denn nur während es schwimmt, kann es untersucht werden: versucht man das Tierchen durch Entziehen von Wasser oder gar durch Anlegen eines sehr dünnen Glasplättchens zu fixieren, so zerfließt dasselbe sogleich, indem es durch gewaltsames Einziehen eines Körperteiles diesen zum Platzen bringt, und die zarte Substanz sich vollständig auflöst. Seine Haut enthält die dieser Klasse eigentümlichen stabförmigen Körperchen, die aber von denen der verwandten Tiere sich dadurch unterscheiden, daß sie mit dem größten Teile aus der Haut hervorragen: die Seitenränder, an denen man sie natürlich am besten sieht, erscheinen

[1] W. Busch (3), S. 117—118, Taf. XIV, Fig. 11—14.

dadurch stachelig. Fig. 14 zeigt eins dieser Organe stärker vergrößert: man unterscheidet das untere etwas breitere Ende, welches in der Haut steckt, und das obere freie, welches mehr spitz zuläuft. Das ganze ist dunkelrot, zuweilen violett gefärbt, und, wenn wir es mit den stäbchenförmigen Körpern andrer Turbellarien vergleichen, im Verhältnis zur Länge des Tieres sehr groß.

Die Gestalt ist im jüngsten Zustande, wo noch keine Geschlechtsteile vorhanden sind, ungefähr pyramidal, wie Fig. 11 zeigt; die Spitze der Pyramide ist nach vorn gerichtet, die Basis nach hinten. Im ausgebildeten Zustande (Fig. 12) ist der Körper fast drehrund geworden, oder gar nach hinten etwas spitzer zulaufend. Der kleine unscheinbare Mund (*b*) liegt ganz vorn und führt in einen schlauchförmigen Darm, welcher an seinen Wänden mit Flimmerhaaren ausgekleidet ist. Einen After habe ich nicht wahrnehmen können. Auf dem Rücken, in der Nähe des vorderen Endcs, liegt das Sinnesorgan *a*, welches in neuerer Zeit bald als Auge, bald als Gehörwerkzeug gedeutet ist. Es ist dem Organe bei *Convoluta* und bei *Proporus* außerordentlich ähnlich, auch hier besteht es aus einer einfachen Blase, die eine lilafarbene Flüssigkeit enthält, in welcher cin rundes Kalkstück, das stark lichtbrechend ist, sich befindet. Wenn nun auch der anorganische Körper sich nicht im geringsten bewegt, so bin ich doch bedeutend mehr geneigt, das Organ für das Gehörwerkzeug als für das Auge zu halten. Die Gründe hierfür jetzt anzuführen, würde nur eine Wiederholung dessen sein, was zuerst Frey und Leuckart und später Max Schultze angaben, daher ich auf diese verweise.

Von den Geschlechtswerkzeugen liegen die zwei länglichen Hoden c jederseits im hinteren Teile des Körpers, sie sind in ihrem ganzen Raume ausgefüllt mit den langen haarförmigen Spermatozoiden. Dasselbe gilt von der unpaaren Samenblase *f*, welche noch weiter etwas nach hinten liegt und am Ansatzpunkte des Begattungsgliedes mit einer runden Öffnung *g* ausmündet. Aus dieser Öffnung und nicht aus dem undurchbohrten Penis treten die Geschlechtsprodukte aus, wie ich es einmal beim lebenden Tiere beobachtete. Die gleichsam ausgesponnenen außerordentlich langen Samenfäden schlugen langsam hin und her und bewegten sich noch eine ganze Weile, nachdem sie den Körper des Tieres verlassen hatten. Das Begattungsorgan *d*, welches, wie gewöhnlich, aus härterer Substanz besteht, sitzt auf zwei rundlichen Kügelchen fest; es wird gebildet von zwei leicht nach einer Seite gekrümmten Haken, welche wie die Blätter einer nicht vollständig geschlossenen Schere aneinander liegen.

Sehr auffallend bleibt es mir, daß ich niemals weibliche Geschlechtsorgane beobachtete; denn wenn dieses Genus nicht androgyn ist, so ist es befremdend, daß ich stets nur auf männliche Individuen gestoßen, wiewohl ich deren gegen ein Dutzend untersucht habe. Da ich aber in den betreffenden Exemplaren niemals Keimstöcke vorfand, so bin ich doch genötigt anzunehmen, daß diese Tiere getrennten Geschlechtes sind, von denen mir denn freilich nur Männchen zu Gesicht gekommen sind.

Graff gab in seiner Monographie[1] der Anschauung Ausdruck, daß diese Beschreibung auf Jugendformen von *Convoluta schultzei* O. Schm. zu beziehen sei. Gleichzeitig berichtigte er eine Reihe falscher Angaben: so seien unter den »stäbchenförmigen Körpern« Pigmentpakete, unter dem »Penis« das chitinöse Bursamundstück und unter der »Samenblase« der Penis zu verstehen, während »der mit Flimmerhaaren ausgekleidete Darm« durch den Einschlag der Seitenränder vorgetäuscht würde.

Wir sind nach seiner Schilderung der Meinung, daß Busch höchst wahrscheinlich nicht die littoral lebende *Convoluta schultzei*, sondern *Convoluta pelagica*, möglicherweise aber auch *Monochoerus illardatus* Löhner et Micoletzky vorgelegen habe. Allerdings bleibt eine diesbezügliche Entscheidung unmöglich. Darf man auch annehmen, daß es sich wahrscheinlich um die häufige *Convoluta pelagica* handelt, so spricht die Beschreibung der »stäbchenförmigen Körper« mehr für *Monochoerus illardatus*, desgleichen die Erwähnung eines Mundes, zurückzuführen auf die hier dichter gelagerten Stirndrüsenmündungen. Dagegen nicht zu deuten wissen wir uns die »lilafarbene« Statolymphe, sowie das völlige Vermissen weiblicher Genitalorgane, da nach der Schilderung der Spermatozoen jedenfalls geschlechtsreife Tiere untersucht wurden und zu mindest die Ovarien bei unsern Formen, wenn schon gerade nicht leicht, so doch immerhin zu erkennen sind.

Da aus diesen Gründen eine Identifizierung und Benennung der *Convoluta pelagica* als *Convoluta viridis* (Busch) nicht möglich erschien, ganz abgesehen davon, daß schon Pereyaslawzewa[2] den allerdings von Graff[3] wieder eingezogenen Namen *Convoluta viridis* an eine Acöle des schwarzen Meeres vergeben hatte, so mußte eine Neubenennung Platz greifen.

---

[1] v. Graff (7), S. 233.

[2] Pereyaslawzewa (15). S. 229 und Taf. II, Fig. 15.

[3] v. Graff (9), S. 224.

Geradeso wie seinerzeit unter dem Namen *Convoluta schultzei* die grüne Convolute der Adria mit jener von Roscoff identifiziert wurde und erst v. Graff[1] die beiden guten Arten *Convoluta schultzei* O. Schm. und *Convoluta roscoffensis* Graff voneinander schied, so scheint es bis zur Stunde mit den beiden in der Adria lebenden grünen Convoluten *Convoluta schultzei* und *pelagica* ergangen zu sein, die, unter dem Namen *Convoluta schultzei* zusammengefaßt, miteinander verwechselt wurden.

In diesem Sinne dürfen wohl auch die voneinander abweichenden Befunde gedeutet werden, die v. Graff[2] vor längeren Jahren an den »kleineren« pelagisch gefischten und an den »größeren« Individuen von *Convoluta schultzei* gemacht hat.

»Das kleinste 0,17 mm lange Individuum enthielt bereits Spermatozoenhäufchen sowie einen deutlichen Penis und war durch die zahlreichen, gleichmäßig im Körper verteilten Pakete von rotbraunen Pigmentstäbchen, die große Einziehbarkeit seines Vorderendes und Expansionsfähigkeit der Seitenteile des Leibes ausgezeichnet, wodurch es bisweilen die in Fig. 15 gezeichnete eigentümliche Form annehmen konnte. Auf die Bauchseite eingeschlagen, mußten hier die Seitenteile in der Mittellinie zusammentreffen, wie dies Ulianin für seine 0,28 bis 0,68 mm langen Exemplare von Sebastopol zeichnet, die ebenso wie Buschs *Gyrator viridis* das gleiche Verhalten des braunen Stäbchenpigmentes aufweisen, wie dieses unser kleinstes Exemplar von Triest (August 1884).

Bei größeren Individuen (0,5 mm und darüber) treten die Seitenteile zurück — sie sind zwar zur Bauchseite eingebogen (Fig. 11, *s*) aber weit entfernt von der Mittellinie — und das Stäbchenpigment mehr auf das Vorderende des Körpers konzentriert, indem der Teil vor dem Munde viel mehr und größere Häufchen desselben enthält als der Rest des Leibes.«

Das größte Exemplar »hatte eine Länge von 1,8 mm und mit ausgebreiteten Seitenteilen eine größte Breite von 0,87 mm und war dicht erfüllt von Zoochlorellen, deren Durchmesser zumeist 0,009 bis 0,011 (selten bis 0,019) mm betrugen.«

»Sagittocysten fand ich nur bei den Exemplaren von 1 mm Länge und darüber . . .«

Ferner sei noch darauf verwiesen, daß laut der von Prof. Dr. C. Cori uns gütigst zur Einsicht überlassenen Fangprotokolle bei den

[1] v. Graff (8), S. 63—70.
[2] v. Graff (8), S. 64.

Terminfahrten in der nördlichen Adria, die im Auftrage des »Vereins zur Förderung der naturwissenschaftlichen Erforschung der Adria in Wien« unternommen wurden, wiederholt eine kleine grüne pelagische Acöle beobachtet, aber nicht näher bestimmt wurde. Es handelt sich zweifellos um *Convoluta pelagica*.

Zum Schlusse unsrer Darlegungen über *Convoluta pelagica* sei eine zusammenfassende Speciescharakterisierung, sowie eine tabellarische Übersicht der wesentlichen Unterschiede zwischen dieser Art und *Convoluta schultzei* gegeben.

Speciescharakterisierung von *Convoluta pelagica* Löhner et Micoletzky:

Länge 0,3—0,68 mm, Breite bis 0,4 mm. Gestalt längsoval bis rund, den mannigfachsten Veränderungen unterliegend; das Hinterende verjüngt, bei gewissen Gestaltsveränderungen sich wie ein stumpfes Schwänzchen absetzend. Die Seitenränder in ausgedehntem Maße einschlagbar, so daß es fast bis zur Berührung in der Mittelebene kommen kann.

Färbung lebhaft hellgrün, bedingt durch ungleichmäßig angeordnete, klumpenförmig angehäufte Zoochlorellen; zwischen diesen durchsichtig; getüpfelt mit Paketen von orangegelben bis rotbraunen Pigmentstäbchen, die sich am reichlichsten am Vorderende vorfinden.

3—4 μ hohes, spärliche Kerne besitzendes Epithel; das vordere Drittel der Ventralfläche zu einer ovalen, wimperlosen Haftscheibe umgewandelt. Sagittocysten und Rhabditen fehlend.

Diffuse Stirndrüsen vom *Convoluta henseni*-Typus.

Mund am Beginn des zweiten Körperdrittels, öfters schon mehr der Körpermitte genähert (also weiter rückwärts liegend als bei *Convoluta schultzei*); Pharynx simplex kurz. Parenchym dem dritten Typus zugehörend, das Verdauungsparenchym zartmaschig, ohne ansehnliche Plattenbildung, das Stützparenchym einheitlich, am Rande am dichtesten, mit Einlagerungen freier Bindegewebszellen.

Zwei langgestreckte, strohgelbe Pigmentfleckaugen in der Höhe der Statocyste, von dieser etwas weniger weit entfernt als vom Körperrande. Statocyste und Nervensystem vom gewöhnlichen *Convoluta*-Typus.

Weibliche Geschlechtsöffnung am Beginn des vierten Körperfünftels; chitinöses Bursamundstück schwach gekrümmt, bis 60 μ lang. Männliche Geschlechtsöffnung am Beginn des letzten Körperfünftels; kurzer Penis (Typus A) von eiförmiger Gestalt; Spermatozoen bis 270 μ lang.

Ausgesprochener Hochseeplanktont, in den Herbstmonaten sehr häufig.

Übersichtstabelle der abweichenden Charaktere zwischen *Convoluta pelagica* Löhner et Micoletzky und *Convoluta schultzei* O. Schm.

	Convoluta pelagica	*Convoluta schultzei*
Länge lebend	bis 0,68 mm	bis 1,8 mm
Länge konserviert	bis 0,45 mm	bis 0,75 mm
Breite	bis 0,4 mm	bis 0,87 mm
Gestalt	längsoval bis rund, nach Einziehen des Vorderendes herzähnlich	beim Schwimmen viermal so lang als breit
Körperenden	verjüngt; das Hinterende zeitweilig als stumpfes Schwänzchen abgesetzt	stumpf zugerundet, d. Hinterende etwas verschmälert
Seitenränder	in ausgedehntem Maße, fast bis zur Berührung in der Mittelebene einschlagbar	in geringem Grade einschlagbar, stets weniger als ein Viertel d. Bauchbreite einnehmend
Färbung	lebhaft hellgrün, bedingt durch Zoochlorellen, wo diese fehlen stellenweise durchsichtig; getüpfelt mit am Vorderende am reichlichsten vorhandenen orangegelben bis rotbraunen Pigmentstäbchen-Paketen	satt grün, bedingt durch gleichmäßig verteilte Zoochlorellen; getüpfelt mit am Vorderende am reichlichsten vorhandenen rotbraunen Pigmentstäbchen-Paketen; auf der Dorsalseite mitunter unregelmäßig gestaltete, durch Konkremente hervorgerufene, silberglänzende Flecke
Haftscheibe	vorhanden (ovaler, wimperloser Bezirk im Bereiche des vorderen Drittels der Ventralfläche, Erniedrigung des Epithels auf die Hälfte, mächtige Verstärkung des Hautmuskelschlauches)	fehlend (die entsprechende Region nur ausgezeichnet durch eine leichte Abplattung des Epithels und geringe Verstärkung des Hautmuskelschlauches)
Stirndrüsen	diffuse Stirndrüsen von *Convoluta henseni*-Typus	Frontalorgan, die Mündung nicht vollkommen endständig, sondern etwas auf die die Dorsalseite gerückt

	Convoluta pelagica	*Convoluta schultzei*
Sagittocysten . . .	fehlend	Ungefähr 20 Sagittocysten oder deren nadelähnliche Vorstufen von der weiblichen Geschlechtsöffnung nach rückwärts
Mund	etwas vor der Körpermitte	am Ende des ersten Körperdrittels
Pharynx simplex . .	kurz	ziemlich lang
Zoochlorellen	Durchmesser 5—6 μ, nesterbildend	Durchmesser 7—7,5 μ, gleichmäßig diffus verteilt
Augen	klein und schwer nachweisbar, etwas näher der Statocyste als den Seitenrändern	leicht nachweisbar, in der Mitte zwischen Statocyste und den Seitenrändern
Lage der Geschlechtsöffnungen	Abstände zwischen Mund, weiblicher und männlicher Geschlechtsöffnung annähernd gleich	weibliche Geschlechtsöffnung am Beginne des letzten Körperviertels, männliche Geschlechtsöffnung in der Mitte zwischen ersterer und dem Hinterende; der Abstand zwischen Mund u. weiblicher Geschlechtsöffnung annähernd doppelt so groß als zwischen dieser und der männlichen
Penis	mit gut ausgebildetem Penissacke	mit schlecht ausgebildetem Penissacke
Chitinrohr des Bursamundstücks . . .	bis 60 μ lang, leicht gekrümmt	bis 90 μ lang, stärker gekrümmt
Vorkommen	sehr häufig, typischer Planktont.	nicht häufig, Litoralbewohner, vornehmlich in reinem Wasser auf Zostera-Wiesen in Gesellschaft von *Convoluta convoluta* (Abildg.) und *Convoluta sordida* Graff.

Monochoerus illardatus Löhner et Micoletzky.

(? 1851. *Gyrator viridis* Busch, W. Busch, Beob. wirbell. Seetiere, p. 117, t. 14, f. 11—14.

1910. *Haplodiscus ussowii* Sabuss. err., H. Micoletzky, Turbellarienfauna des Golfes von Triest, Arbeiten der Zoolog. Institute Wien. Tom. XVIII. S. 168.

1911. *Monochoerus illardatus* n. g. n. sp., L. Löhner und H. Micoletzky, *Convoluta pelagica* n. sp. und *Monochoerus illardatus* n. g. n. sp., zwei neue Plankton-Acöla der Adria, Zool. Anz. Bd. XXXVII, S. 484—486.

Gelegentlich der Lebenduntersuchung von *Convoluta pelagica* aus dem Plankton des Golfes von Triest kam uns im September 1909 das erste Exemplar dieser Art unter, das ob seiner bedeutenderen Größe, schmutzig-grünen Gesamtfärbung, geringen Durchsichtigkeit und eigentümlichen Pigmentierung sofort als hiervon verschiedene Art erkannt wurde. Obwohl das ganze Aussehen mit keiner der beschriebenen Arten übereinstimmte, so mußte doch vorerst ob des in der Körpermitte gelegenen Mundes, ob des scheinbaren Fehlens einer Bursa seminalis und der pelagischen Lebensweise an das Genus *Haplodiscus* gedacht werden. Trotz vieler darauf verwendeter Mühe gelang es in diesem Jahre nur dreier Exemplare dieser Art, alle aus demselben Fange stammend, habhaft zu werden. Die Untersuchung der Schnittserien der beiden konservierten Tiere lehrte sofort, daß eine Bursa seminalis mit einem chitinösen Bursamundstück vorhanden ist, das bei der Lebenduntersuchung des dritten Individuums dank der relativen Undurchsichtigkeit damals entgangen war. Die Orientierung dieses Mundstückes gegen das umgebende Parenchym, die an die Verhältnisse bei den Genera *Amphiscolops* und *Polychoerus* erinnert, der Aufbau des männlichen Copulationsapparates und andre abweichende Charaktere sprachen mit genügender Deutlichkeit dafür, daß wir es auch nicht mit einer Convolute, sondern mit dem Vertreter eines eignen neuen Genus zu tun hatten.

Da es gelang, im Herbst 1910 diese pelagische Acöle bei Rovigno aufzufinden, wo sie regelmäßig und gar nicht selten vorkommt, konnte genügend Material gesammelt werden, obige unzureichende Beobachtungen weiter zu verfolgen. Das nähere Ergebnis dieser Untersuchung, das uns zur Aufstellung des Genus *Monochoerus*[1] führte, sei in den folgenden Blättern wiedergegeben.

Exterieurbeschreibung.

Die Gestalt dieser, im Leben gemessen durchschnittlich 1,1 mm langen und 0,5 mm breiten pelagischen Acöle (Fig. 11), ist beträchtlich langgestreckter und schlanker als jene der in ihrer Gesellschaft meist angetroffenen *Convoluta pelagica*. Von den beiden stumpf abgerundeten Körperenden erscheint das hintere ein wenig verschmälert,

[1] Löhner und Micoletzky (13), S. 483.

aber weder wie bei Convoluten schwänzchenartig abgesetzt, noch wie bei *Amphiscolops langerhansi* (Graff) in Schwanzlappen ausgezogen. Die Seitenränder sind in beschränktem Grade einschlagbar. Das Querschnittsbild erscheint bei unverzerrten Objekten kreisförmig oder oval. In dem Bewegungstypus, wie in dem Vermögen mannigfacher Gestaltsveränderungen herrscht weitgehende Übereinstimmung mit *Convoluta pelagica*.

Die Grundfarbe des Tieres ist ein dunkles Oliv- bis Schmutziggrün, zurückzuführen auf das Durchschimmern im und unter dem Integumente diffus verteilter, massenhafter Zoochlorellen.

Ein wesentlicher Anteil an der Gesamtfärbung ist aber auch überaus zahlreichen Paketen von Epithelialpigmentstäbchen (Fig. 11, *pi*) zuzuschreiben, mit denen die gesamte Oberfläche der Tiere geradezu gespickt erscheint. Diese regelmäßig verteilten, zum Teile aus dem Integumente hervorragenden Pakete, die eine Gesamtlänge von 20 μ erreichen können, sind das bezeichnendste, auch in der Namengebung[1] zum Ausdruck gebrachte äußere Merkmal dieser Form. Am konservierten Materiale gelingt ihr Nachweis nicht mehr; wahrscheinlich werden sie gelegentlich der Konservierung ausgestoßen oder durch dieselbe zerstört.

Die Pigmentpakete als Ganzes erscheinen dunkelbraun und unterscheiden sich im Farbenton jedenfalls etwas von den mehr rotbraunen Paketen der *Convoluta pelagica*. Besonders zeichnen sie sich jedoch dadurch aus, daß sie sich aus 7 μ langen, an beiden Enden zugespitzten »Riesenpigmentstäben« zusammensetzen. Zwischen den einzelnen Stäbchen herrscht nur ein loser Zusammenhang. Überaus leicht kann deren Ausstoßung erfolgen; dies tritt auch stets bei der Untersuchung ein, selbst wenn jeder merkliche Druck mit dem Deckglase nach Möglichkeit vermieden wird. Die birnförmigen Pakete wandeln sich dann in zum Teil im Integumente, zum Teil auf demselben befindliche Stäbchenstraßen um, deren durch den Cilienschlag hin und her bewegte Bestandteile ein ähnliches Bild darbieten wie ein Zug kleiner Fische.

Ähnliche schmutziggelbe bis dunkelbraune »lange Pigmentstäbe« (Pseudorhabditen) fraglicher Bedeutung, die sich von den echten Rhabditen, abgesehen von dem Farbstoffgehalt, hauptsächlich durch den Mangel starker Lichtbrechung und die Resistenz gegen Wassereinwirkung unterscheiden, wurden bisher nur bei zwei Acölen des Schwarzen Meeres, bei *Convoluta albomaculata* (Pereyasl.) und

[1] illardatus = gespickt.

Convoluta uljanini Graff aufgefunden. Aber bei keiner dieser beiden Arten erreichen sie diese Dimensionen; bei *Convoluta uljanini* werden die einzelnen Stäbchen z. B. nur 4 μ lang[1].

Ein zweites, körniges Epithelialpigment, das bei *Convoluta uljanini* neben dem Stäbchenpigment in kleinen Häufchen auftritt, fehlt der vorliegenden Form.

Die Mundöffnung liegt etwas vor der Körpermitte. Der Abstand zwischen ihr und dem Hinterende wird durch die weibliche und männliche Geschlechtsöffnung in drei gleiche Teile zerlegt.

Anatomie und Histologie.

Integument. Das überall gut bewimperte Körperepithel ist auf der Dorsalseite durchschnittlich 4—5 μ, auf der Ventralseite 6—7 μ hoch. Seine größte Höhe erreicht es in der Gegend des weiblichen und männlichen Copulationsapparates; dorsalwärts maßen wir im Maximum $9^1/_2$, ventralwärts bis zu 19 μ. Die stark färbbaren »Cuticularkörnchen« (Fuß- und Wurzelstücke der Cilien) heben sich besonders in mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten von ihrer Umgebung deutlich ab. Im Gegensatze zu den Convoluten lassen sich hier die Kerne der Epithelzellen verhältnismäßig leicht nachweisen und besonders bei Eisenhämatoxylintinktion treten sie schön hervor.

Ein zu einer Haftscheibe umgewandelter, der Cilien entbehrender Bezirk der Ventralfläche findet sich nicht vor.

Drüsen. Die in mäßiger Anzahl vorhandenen, mitunter intensiv tingierbaren, von schaumigem Secret erfüllten Schleimdrüsen (Fig. 13, 14, 15, *dr*) gehören hauptsächlich dem Vorderende, der Rückenfläche und den Seitenrändern an, während sie sich auf der Ventralfläche spärlicher vorfinden.

Die am Vorderende vorkommenden, dem *Convoluta henseni*-Typus zuzuzählenden Stirndrüsen (Fig. 12, *stdr*) ähneln jenen der *Convoluta pelagica*, sind aber etwas schwächer als bei dieser ausgebildet. Da indessen ihre Ausführungsgänge ziemlich dicht beieinander liegen, können sie bei der Lebenduntersuchung ein unscheinbares Frontalorgan vortäuschen, zumal das helle, zoochlorellenfreie Mündungsfeld meist scharf hervortritt.

Nahe dem Hinterende finden sich (Fig. 15, *sdr*) eosinophile Körnerdrüsen, die ihrer Lage nach als Schwanzdrüsen bezeichnet werden können. Sie finden sich nur auf der Ventralseite des Hinterendes

[1] v. Graff (9), S. 223.

und reichen zu beiden Seiten an den ventralen Seitenrändern bis in die Region des männlichen Copulationsapparates, wie transversale Längsschnitte bezeugen. Die diesen einzelligen Drüsen zugehörenden Kerne und Plasmaleiber liegen bereits im peripheren Parenchym.

Der Rhabditen entbehrt *Monochoerus illardatus.* In diesem negativen Merkmal stimmt er also völlig mit den grünen Convoluten *C. schultzei, C. roscoffensis* und *C. pelagica* überein.

Im Gegensatze zu *Convoluta schultzei* fehlen aber auch die für diese Form so bezeichnenden Sagittocysten.

Muskulatur. *Monochoerus illardatus* darf als sehr muskelkräftige Art bezeichnet werden. Der aus Ring- und Längsfaserschichten sich zusammensetzende, bis zu 12 μ dicke Hautmuskelschlauch zeigt die bei den Acölen gewöhnlich vorhandene Anordnung, nur scheinen Diagonalfasern wie bei *Amphiscolops langerhansi* Graff[1] zu fehlen. Die einzelnen Bänder der Ringmuskellage erreichen eine Breite bis zu 2,5 μ bei einer Dicke bis zu 1,2 μ; die Längsmuskelbänder werden erheblich breiter, indem sie ungefähr bei derselben Dicke bis zu 4 μ Breite erreichen. Sowohl die Ring-, als auch die Längsmuskelbänder sind mit ihrer Schmalseite gegen die Körperoberfläche gerichtet (Fig. 16, *rm*). Auf der Dorsalseite erscheint der Hautmuskelschlauch etwas schwächer ausgebildet.

Ganz besonders sind es die vorwiegend dorso-ventral verlaufenden Parenchymmuskelfasern, die sowohl durch ihre Zahl als auch durch ihre Mächtigkeit in die Augen fallen (Fig. 14, *pm*).

Monochoerus illardatus besitzt überdies in der Nähe des Vorder- und Hinterrandes auffallend kräftige, quere Muskelzüge, durch deren Kontraktion die Seitenränder einander genähert werden dürften. Das in Fig. 12 gegebene Querschnittsbild durch die vordere Körperregion zeigt das stärkere, vordere, mehrschichtige Querband (mt_1), das sich unterhalb der Stirndrüsen, etwas der ventralen Fläche genähert, zwischen den Seitenrändern ausspannt. Derartige Muskelzüge (vgl. auch Textfig. 5, mt_1, mt_2) sind unsres Wissens bisher bei keiner andern Acöle beschrieben worden.

Mund und Pharynx. Der Mund liegt etwas vor der Körpermitte. An konservierten Objekten sieht man nicht selten Teile des Centralparenchyms als ansehnliches Pseudopodium durch die Mundöffnung hervortreten (Fig. 13). Da wir derartige Beobachtungen niemals an lebenden Tieren machen konnten, so dürfte das Hervorpressen

[1] v. Graff (9), S. 234.

des Gewebes wohl als eine Folge der bei der Konservierung stattfindenden beträchtlichen Zusammenziehung anzusehen sein. Deshalb können wir auch keinesfalls WELDON[1] beistimmen, der aus ähnlichen Befunden bei *Haplodiscus piger* Weldon schloß, daß diese Pseudopodien eine wichtige Rolle beim Beutefang und bei der Nahrungsinkorporation spielen.

An die Mundöffnung schließt sich ein ansehnlicher, etwa ein Viertel der Körperhöhe einnehmender Pharynx simplex an, dessen muskelkräftige Wandung von kleinen eosinophilen birnförmigen Drüschen durchbohrt wird. Die Pharynxmuskulatur ist doppelter Herkunft. Die dem Lumen zugekehrten, zarten, inneren Schichten sind eine direkte Fortsetzung des an Stärke hier allerdings beträchtlich abnehmenden Hautmuskelschlauches und setzen sich dementsprechend aus einer inneren Ring- und einer äußeren Längsfaserlage zusammen. An diese schließt sich nach außen noch die kräftige Parenchymmuskulatur an, die eine zweite, durch die Zahl und Stärke ihrer Fasern auffallende Längsfaserschicht bildet. Dieser letztern, die die Hauptmasse der Pharyngealmuskulatur darstellt, ist wohl auch in funktioneller Beziehung die meiste Bedeutung beizumessen.

Parenchym. Wesentlich anders als bei den grünen Convoluten scheint bei *Monochoerus illardatus* das Parenchym gebaut zu sein. In seiner Randschicht [Randparenchym] (Fig. 13—16, *rp*) erinnert es in gewisser Beziehung an *Convoluta convoluta* (Abildg.)[2], da dichtgedrängte, rundlich-ovale Zellen (*bz*) mit granulierten Kernen (freie Bindegewebszellen) das Stützgewebe darstellen. Zwischen diesen finden sich in außerordentlicher Anzahl, im Gegensatz zu *Convoluta pelagica* nicht nesterbildend, sondern diffus verteilt, die Zoochlorellen (*zch*) vor, während Vacuolen nahezu fehlen.

Abweichend von den grünen Convoluten erstreckt sich die Verbreitungszone der Zoochlorellen nicht weit in das Körperinnere hinein, sondern ist lediglich auf das periphere Parenchym beschränkt. Innerhalb desselben sind die Algen ziemlich regelmäßig verteilt, nur auf der Dorsalseite (Fig. 14) scheinen sie in größerer Anzahl vorzukommen. Interessant und abweichend von den Verhältnissen bei den genannten Convoluten ist ihr durchaus nicht seltenes Vorkommen im Epithel (Fig. 13), wo man sie von einer kleinen, hellen Vacuole umschlossen antrifft.

Der Größendurchmesser dieser Zoochlorellen beträgt 5,4—5,7

[1] WELDON (17), S. 4.
[2] v. GRAFF (11), S. 1929.

und steht demnach dem der Zoochlorellen von *Convoluta pelagica* durchschnittlich etwas nach. Sie besitzen ebenfalls eine deutliche Zellmembran und zeigen in Bau und Färbungsvermögen gegenüber den früher (vgl. S. 402) geschilderten Verhältnissen keine nennenswerten Abweichungen.

In den Centralpartien ist das Gewebe [Centralparenchym] (*zp*), das hier auch von vereinzelten, kleineren Hohlräumen unterbrochen wird, wesentlich lockerer gebaut. Besonders fällt hier der Reichtum an mächtigen, dorsoventral verlaufenden Muskelfasern auf (Fig. 14, *pm*). Die Zoochlorellen fehlen hier, wie erwähnt, völlig, dagegen finden sich hier neben den Bindegewebszellen zellige Elemente (*fz*), die bei Hämatoxylintinktion einen bläulich gefärbten, polymorph gestalteten Zellleib und einen tiefschwarzen Kern erkennen lassen. Wir sind geneigt diese Gebilde als »amöboide Freßzellen« anzusehen. Leider enthielt keines der untersuchten Exemplare einen frischen Fraßkörper, da dadurch das Auffinden und Identifizieren der Freßzellen bedeutend erleichtert worden wäre.

Da wir hier also Freßzellen als vorhanden annehmen und da das Stützparenchym eine strukturelle Scheidung in ein Rand- und ein Centralparenchym erkennen läßt, so wird *Monochoerus illardatus* unserm zweiten Parenchymtypus (vgl. S. 392) zuzurechnen sein.

Nervensystem. Das Nervensystem zeigt beträchtliche Abweichungen vom *Convoluta*-Typus und erinnert noch am ehesten an *Polychöerus caudatus* Mark, obwohl sich auch Beziehungen zum Genus *Amphiscolops* nachweisen lassen.

Das Gehirn besteht aus zwei symmetrisch zur Medianebene gelagerten, ansehnlichen Ganglienmassen, die durch zwei nahe aufeinander folgende Commissuren miteinander verbunden sind. Der rückwärtigen Commissur erscheint die Statocyste ventral angelagert, doch fehlt eine Anhäufung von Ganglienzellen in ihrer Umgebung, die die Berechtigung geben würde, wie bei *Polychoreus caudatus* Mark von einem Medianganglion[1] zu sprechen. Der Abstand der beiden seitlichen Ganglienmassen ist nicht so groß als der bei *Polychoerus caudatus* und dementsprechend sind auch die beiden nahezu horizontal verlaufenden Commissuren relativ kurz.

Durch die Abgangsstelle der vorderen Commissur ergibt sich eine natürliche Absetzung eines kleineren vorderen Hirnanteiles, der mehrere zarte Nerven zum Vorderende entsendet. Wir stehen nicht an, diese

[1] Löhner (12), S. 475.

vorderste Partie als die den »Frontalganglien« gleichzusetzende Hirnregion zu betrachten, zumal auch bei *Amphiscolops cinereus* (Graff)[1] die zahlreiche Frontalnerven zum Vorderende entsendenden Frontalganglien durch eine breite Quercommissur miteinander verbunden sind.

Die restlichen, als »Hauptganglien« zu bezeichnenden Hirnanteile lassen durch eine leichte seitliche Einschnürung die typische Scheidung in eine vordere und hintere Portion erkennen. Aus dieser letzteren geht einerseits die hintere Querkommissur hervor, während sie anderseits auch das Wurzelgebiet für den »inneren dorsalen Längsnerven« darstellt. An der Grenze zwischen Frontal- und Hauptganglion findet sich auf der Lateralseite jederseits auch eine deutliche Nervenwurzel, deren Zugehörigkeit zu einem bestimmten Nerven wir nicht zu entscheiden wagen. Leider gestatteten auch sonst sehr gut gelungene Präparate, sowohl bei Eosin-Hämatoxylin- als auch bei Eisenhämatoxylintinktion, eine sichere Feststellung und Verfolgung der Längsnerven nicht. Doch glauben wir die Existenz eines »inneren« und »äußeren dorsalen Längsnerven-«, eines »Randnerven-« und mindestens eines »ventralen Längsnervenpaares« annehmen zu dürfen.

Sinnesorgane. Augen fehlen dieser Art. Es kann diese Angabe mit Bestimmtheit gemacht werden, da diesbezügliche Untersuchungen, auch unter Zuhilfenahme der Neutralrotmethode[2], auf das gewissenhafteste angestellt wurden, jedoch stets nur ein negatives Ergebnis lieferten.

Die verhältnismäßig weit vorn liegende Statocyste ähnelt in ihrem Bau sehr der von *Convoluta pelagica*; nur ihre Maße sind entsprechend der bedeutenderen Größe des *Monochoerus illardatus*, andre. Der Statocystendurchmesser beträgt etwa 25 μ, der des Statolithen in der Hauptebene 15 μ.

Die beiden Kerne der inneren Statocystenmembran sind bei genügender Abblendung bereits am lebenden Tiere zu erkennen.

Der Kern des Statolithen zeigt meist nicht ein vollkommen kreisrundes, sondern mehr elliptisches Querschnittsbild.

Die Beziehungen der Statocyste zum Gehirn wurden bereits früher (vgl. S. 415) erwähnt. Ob ein eigner halbkreisförmiger Statocystennerv wie bei den Convoluten vorkommt, ließ sich nicht feststellen.

Männlicher Geschlechtsapparat. Die beiden genau seitlich

---

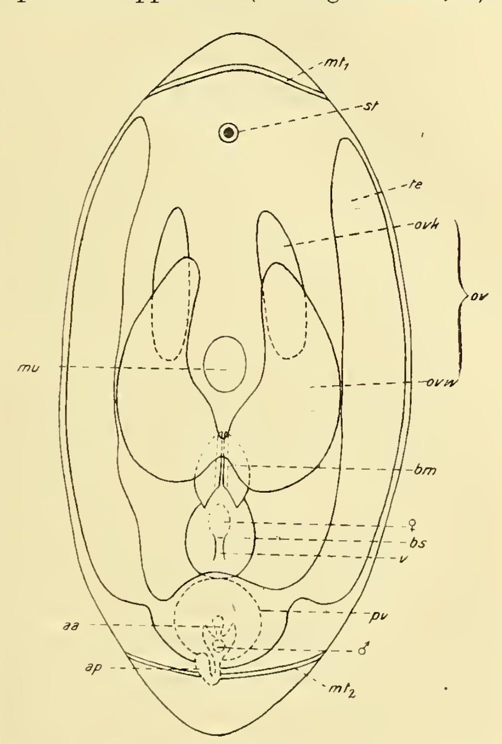
[1] v. Graff (11), S. 1938.
[2] Vgl. S. 394.

gelagerten Hodenfelder beginnen in der Hirnregion und reichen bis zur Mitte des männlichen Copulationsapparates (Textfig. 5 und 6, *te*).

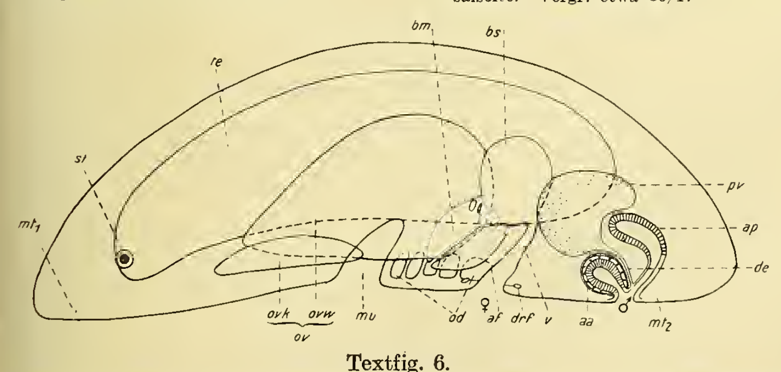
Die im Querschnitt nahezu kreisrund erscheinenden Felder bestehen aus dicht aneinander gelagerten Follikeln (Fig. 13 und 14, *te*).

Die fadenförmigen, ungesäumten Spermatozoen sind mit einer vorderen Geißel ausgestattet, deren Länge etwa 60 μ beträgt, während für das ganze Spermium eine solche von 260 μ gefunden wurde.

Ähnlich wie bei *Polychoerus caudatus* Mark[1] scheint auch hier die Stelle typischer Vasa deferentia durch präformierte Parenchymlücken vertreten zu werden, die rechts und links von der Körpermitte die Hodenfollikel in ihrer ganzen Ausdehnung etwas ventromedial begleiten und namentlich



Textfig. 5.
Organisationsschema in der Flächenansicht von der Dorsalseite. Vergr. etwa 85/1.



Textfig. 6.
Organisationsschema in der Seitenansicht. (Medianer Längsschnitt.) Das Drüsenepithel der Adenodactylen gestrichelt; die Spermamassen in der Penisblase (*pv*) punktiert. Vergr. etwa 85/1.

[1] L. Löhner (12), S. 486—487.

am Ende der Hodenregion, also in der Nähe des männlichen Copulationsapparates, zu zeiten der männlichen Geschlechtsreife außerordentlich markant hervortreten.

Penis. Sehr eigenartig und von allen bisher bekannten Formen abweichend gebaut erscheint der männliche Copulationsapparat (Fig. 14, 15, Textfig. 5, 6) von *Monochoerus illardatus*. In dem Besitze von Adenodactylen (muskulösen Drüsenorganen) ist ein Merkmal gegeben, das für eine Acöle geradezu einzig dasteht.

Verdichtetes Parenchymgewebe stellt eine gemeinsame, allerdings wenig distinkte Hülle dar, die sowohl den Samenbehälter und Ausführungsgang, als auch die beiden drüsigen Anhangsgebilde zu einem Ganzen vereinigt.

Die obere Hälfte dieses Apparates wird von einer ansehnlichen, bei den einzelnen Individuen etwas verschieden gestalteten, meist aber annähernd nierenförmigen Penisblase (Fig. 14, 15, *pv*) eingenommen. Innerhalb der zarten, mit einem Plattenepithel ausgekleideten Wandung findet sich eine reich vacuolisierte, mit Hämatoxylin schwach färbbare Masse (*pse*) vor, die sowohl als drüsiges Secret, als auch als parenchymatöses Gewebe, wie es z. B. im Binnenraum des Penis von *Polychoerus caudatus* Mark[1] vorkommt, gedeutet werden könnte. Während diese Masse bei jugendlichen Tieren das gesamte Blasenlumen erfüllt (Fig. 15), ist sie bei älteren, geschlechtsreifen nur auf den unteren Teil beschränkt (Fig. 14). Die oberen und vorderen Partien erscheinen hier mit Spermamassen vollgepfropft und stellen nichts andres dar, als eine mit den Vasa deferentia in Verbindung stehende Vesicula seminalis (Fig. 14, *vs*). Zwischen dem Sperma und dem erwähnten vacuolisierten Gewebe herrscht stets eine scharfe räumliche Scheidung, obwohl eine trennende Membran in der Regel nicht vorhanden ist. Nur in einem Falle (Fig. 14) konnten wir in gewisser Ausdehnung eine solche samt zwei deutlichen zugehörigen Kernen feststellen.

Das untere Ende der Penisblase (*pv*), das sich zwischen die Kuppen der beiden Adenodactylen (*aa*, *ap*) einschiebt (Fig. 15, Textfig. 6), setzt sich in einen als Ductus ejaculatorius (*de*) zu bezeichnenden Gang fort. Die Verfolgung dieses nur undeutlich hervortretenden Kanales bereitet Schwierigkeiten. Wir müssen deshalb zurzeit die Frage offen lassen, ob dem Ductus ejaculatorius eine eigne, zwischen den Mündungen der beiden Adenodactylen gelegene Ausfuhröffnung zukommt, oder ob er mit dem Lumen des Adenodactylus posterior (*ap*) in Verbindung steht

[1] Löhner (12), S. 488.

und durch diesen ausmündet. Für beide Möglichkeiten ließen sich nach den uns zur Verfügung stehenden Präparaten Belege erbringen. Den in der schematischen Textfig. 6 eingezeichneten Verlauf des Ductus ejaculatorius (*de*) geben wir daher nur unter Vorbehalt.

Der schräg nach vorn gelagerte Adenodactylus anterior (Fig. 14, 15, Textfig. 6, *aa*) besitzt eine birnförmige Gestalt und eine durchschnittliche Länge von 42 μ. Sein bis 7 μ messendes Lumen ist von einem cylindrischen Drüsenepithel (*aep*) ausgekleidet, dessen deutlich hervortretende Kerne in den Basalteilen der Zellen liegen. Daran schließt sich eine mehrschichtige Muskelhülle von ansehnlicher Dicke an, die die Bezeichnung »muskulöses Drüsenorgan« gerechtfertigt erscheinen läßt. Zu innerst liegt die schwächere Ringmuskulatur (*arm*), darauf folgen nach außen mehrere Schichten von Längsmuskeln (*alm*). Spärliche, platte Kerne gehören diesen miteinander vielfach verflochtenen Muskelschichten an. Im distalen, als Ausführungsgang funktionierenden Anteile des Organs plattet sich das Epithel ab und verliert seinen drüsigen Charakter.

Der beträchtlich größere Adenodactylus posterior (*ap*) zeichnet sich durch eine konstante, nahezu rechtwinkelige Knickung seiner Längsachse aus (Fig. 15, Textfig. 6). Während die proximale, erweiterte Hälfte fast horizontal gelagert erscheint, biegt die distale unvermittelt gegen die Ventralfläche ab. Die Auskleidung des centralen Hohlraums besteht auch hier aus einem cylindrischen Drüsenepithele, das sich gegen die Geschlechtsöffnung hin in ein Plattenepithel umwandelt. Eine Eigenmuskulatur scheint aber diesem Organ zu fehlen.

Die Mündungen der beiden Adenodactylen, eventuell auch die des Ductus ejaculatorius, führen in ein mit wechselnder Deutlichkeit ausgeprägtes Antrum masculinum (Fig. 14, *am*); unter Umständen erscheint es vollständig verstrichen (Fig. 15). Seine Auskleidung besteht aus einem cilienbesetzten, abgeplatteten Epithel, daß an der Geschlechtsöffnung in das Körperepithel übergeht.

Weiblicher Geschlechtsapparat. Die Untersuchung der weiblichen Geschlechtsdrüsen von *Polychoerus caudatus* Mark hatte zu dem Ergebnis geführt[1], daß sich zwar innerhalb der Gonaden zwei verschieden geartete Abschnitte unterscheiden lassen, daß aber keineswegs eine so scharfe Scheidung in Germarien und Vitellarien vorliegt, wie man es seit den Arbeiten Gardiners[2] angenommen hatte. Die »enge anatomische wie physiologische Zusammengehörigkeit der

[1] Löhner (12), S. 489—494.

[2] Gardiner (6), S. 79.

beiden Teile der weiblichen Geschlechtsdrüse«[1] geht aus dem Fehlen einer trennenden Membran und dem innigen Ineinandergreifen der beiden Abschnitte an den Berührungsflächen unzweifelhaft hervor. Aus diesen Befunden wurde die Berechtigung abgeleitet, die Gonaden »als ein Ganzes aufzufassen« und als Germo-Vitellarien zu charakterisieren.

Diesem Typus, dem wir auch das Genus *Amphiscolops*, soweit wenigstens der von uns untersuchte *Amphiscolops langerhansi* (Graff) in Betracht kommt, zurechnen möchten, schließt sich auch *Monochoerus illardatus* an.

Einer mündlichen Anregung Hofrates v. Graff folgend, haben wir die Gelegenheit benützt, die Vitellarabschnitte bei den drei genannten Acölengenera einer genaueren vergleichenden Untersuchung zu unterziehen. Wir sind dabei zu ähnlichen Ergebnissen gelangt, wie sie Graff[2] an nordamerikanischen Formen feststellen konnte, daß nämlich typische Vitellarabschnitte und deshalb auch typische Germo-Vitellarien bei Acölen wahrscheinlich überhaupt nicht vorkommen. Das Dottermaterial scheint nämlich nicht in eignen Dotterzellen gebildet zu werden, sondern von dem Zerfalle von Abortiveiern herzurühren. Da sich zarte Parenchymzüge und zugehörige Kerne zwischen den Dotterkörnchen vorfinden, kann die Ähnlichkeit mit einem echten Dotterstocke allerdings beträchtlich werden. Es bleibt natürlich der persönlichen Auffassung überlassen, ob man derartige Gonaden als »Germo-Vitellarien« oder als »Ovarien mit relativ deutlicher Scheidung der Keim- und Wachstumszone« bezeichnen will, obwohl letzterer Benennung der Vorzug einzuräumen sein wird. Jedenfalls muß aber betont werden, daß ein gewisser Unterschied im Gonadentypus zwischen den drei Genera *Amphiscolops*, *Monochoerus* und *Polychoerus* einerseits und den übrigen zurzeit beschriebenen Acölen anderseits besteht. Bei diesen letzteren, z. B. bei einer *Convoluta*-Art, findet sich nie eine derartig abgesetzte Wachstumszone, innerhalb deren die reiferen Eier Gelegenheit hätten, so reichlich zur Verfügung stehendes Nährmaterial zu inkorporieren.

Die zu beiden Seiten der Mittellinie, median von den Hoden gelegenen Ovarien (Textfig. 5 und 6, *ov*) von *Monochoerus illardatus* beginnen am Ende des ersten Körperviertels — also bedeutend weiter rückwärts als die am Ende des ersten Körperachtels ihren Anfang nehmenden Hoden — und reichen, kaudat an Masse zunehmend

[1] Löhner (12), S. 494.

[2] Zurzeit noch nicht veröffentlicht.

bis in die Nähe der weiblichen Geschlechtsöffnung. Obwohl sie in der Hauptsache ventral und medial von den Hodenfeldern (*te*) gelagert sind, erstrecken sich doch ihre lateralen Anteile ziemlich weit gegen die Seitenpartien des Körpers und kommen auf diese Weise zum Teile auch unter die Hodenfollikel zu liegen.

Dem Besitze eines braunen Pigmentes ist es zu danken, daß sie im lebenden Tiere als schmutzigbraune, an ihrem Hinterende meist zusammenfließende Wülste hervortreten (Fig. 11, *ov*).

Die Keimlager (Textfig. 5 und 6, *ovk*) bestehen aus zwei schmalen, symmetrisch zur Medianlinie verlaufenden Häufchen von Keimzellen, die sich vom Beginn der Gonade bis in die Nähe der Mundöffnung erstrecken. In ihrer größten Ausdehnung erreichen sie ungefähr ein Fünftel der Gesamtkörperhöhe und ein Sechstel der Körperbreite. Die viel mächtigeren Wachtumszonen (*ovw*) beginnen etwas vor der Mundöffnung noch vor dem Ende der Keimzonen (*ovk*), so daß sie diesen längs einer kürzeren Strecke aufgelagert erscheinen. Sie erreichen zwei Dritteile der Körperhöhe und nahezu ebensoviel der Körperbreite und enden in der Höhe der Bursa seminalis (*bs*), indem sie hier dorsal hufeisenähnlich miteinander in Verbindung treten.

Bursa seminalis. Die gut entwickelte Bursa seminalis (Fig. 14, 16, *bs*) besitzt die Form einer stumpf-eiförmigen, seitlich etwas komprimierten Blase, deren Längsachse zu der des Tierkörpers ungefähr einen Winkel von 40—45° einschließt. Ihr stumpfes Ende ist der Dorsalfläche zugekehrt, während ihr verjüngtes ventrales seine Fortsetzung in dem chitinösen Bursamundstück (*bm*) findet. Ihre Ausdehnung beträgt in der betreffenden Körperregion zwei Drittel der Körperhöhe und etwa ein Drittel der Breite.

Die Bursawandung, die kaum den Charakter einer Membran besitzt, wird von etwas dichteren Parenchymzügen und spärlichen Muskelfasern gebildet. Eine epitheliale Auskleidung und Drüsen scheinen wie bei *Polychoerus caudatus* Mark zu fehlen. Vom Inhalte der Bursa ließ sich bei geschlechtsreifen Individuen lediglich ein großer, dichter Spermaballen (*sp*) regelmäßig feststellen, der strangförmig ausgezogen zu dem chitinösen Mundstücke in Beziehung trat. Eine feinwabige Plasmamasse oder Drüsensecret ließ sich in der Umgebung dieses Spermahaufens weder bei Hämatoxylin-Eosin- noch bei Eisenhämatoxylinfärbung nachweisen.

Dem ventralen, trichterförmig verengten Bursaende sitzt das in der Einzahl vorhandene, kugelige chitinöse Bursamundstück (Fig. 16, *bm*) auf, das nach Form und Bau an das Convolutenmundstück erinnert,

aber wie das *Polychoerus*-Mundstück eine deutlich abgesetzte »Lamellenschicht« (*chl*) erkennen läßt[1]. Sein distales Ende ragt aber nicht wie beim Genus *Convoluta* in das Antrum femininum (*af*), sondern ist dem Randparenchym (*rp*) der Ventralseite, bzw. den als Oviducten fungierenden Vacuolensystemen zugekehrt. Auf dieses abweichende Verhalten, das Beziehungen zu *Amphiscolops* und *Polychoerus* erkennen läßt, gründete sich in erster Linie die Aufstellung unsres neuen Genus *Monochoerus*[2].

Von dem etwa 90 μ im Durchmesser messenden Mundstück entfallen 18—25 μ auf das sich mit Eosin leuchtendrot, mit Eisenhämatoxylin tiefschwarz färbende Chitinrohr, dessen innere Lichtung nur 1 μ beträgt. Das der Bursa zugekehrte Ende des Mundstücks wird von einem wohlentwickelten Drüsenkranze[3] umsäumt.

An der Hinterwand der Bursa in halber Körperhöhe findet sich die enge, häufig verlegt erscheinende Verbindungsöffnung zwischen dem Bursalumen und der langen cylindrischen Vagina (Fig. 16, *v*; Verbindungsöffnung mit der Bursa seminalis infolge schräger Schnittführung nicht getroffen). Diese letztere verdankt wie der Pharynx einer Integumenteinstülpung ihre Entstehung, doch scheint der Hautmuskelschlauch in ihrem Bereiche sehr in den Hintergrund zu treten oder völlig zu fehlen. Die Wandauskleidung besteht aus einem kubischen bis cylindrischen, 7—11,5 μ hohen Epithel, das sich durch reichliche, gut färbbare Kerne auszeichnet und mit einem 4—7,5 μ langen Cilienbesatze ausgestattet ist. Das von der weiblichen Geschlechtsöffnung schräg gegen die Bursa aufsteigende und sich allmählich verjüngende Vaginalumen zeigt Schwankungen seiner freien Lichtung zwischen 12 und 21 μ Durchmesser. Der über der weiblichen Geschlechtsöffnung gelegene erweiterte Anfangsteil der Vagina, der durch ausmündende Drüsen (Fig. 14, *drf*) gekennzeichnet erscheint, kann als Antrum femininum (*af*) bezeichnet werden. Ob das Secret dieser Drüsen eine Rolle beim Begattungsakte spielt oder ob ihm Bedeutung bei der Eiablage beizumessen ist, möge dahin gestellt bleiben.

Da typische, mit einer specifischen Wandauskleidung ausgestattete Oviducte fehlen, dürfte die Wanderung der Eier von ihrer Bildungstätte bis zur Ausstoßung durch die weibliche Geschlechtsöffnung, sowie

[1] Löhner (12), S. 497.

[2] Löhner und Micoletzky (13), S. 484. Vgl. auch dort die schematischen Zeichnungen: Fig. 1 Orientierung des Mundstückes bei *Convoluta*, Fig. 2 Orientierung des Mundstückes bei *Monochoerus*.

[3] Löhner und Micoletzky (13), S. 484, Fig. 2, *dr*.

die Befruchtung in ähnlicher Weise stattfinden, wie es für *Polychoerus caudatus* Mark geschildert wurde[1]. Auch bei *Monochoerus illardatus* finden sich, ventral von der Wachstumszone der Ovarien (Textfig. 6, *ovw*) zwei konvergierende Reihen auffallender Vacuolen (*od*), die sich unter der Bursa seminalis (*bs*), in der Nähe der Mundstückspitze, vereinen und bis an die Wand des Antrum femininum (*af*) verfolgen lassen. Dieses Verhalten bildet die notwendige Voraussetzung für die Richtigkeit des angenommenen Vorganges; nur durch das von *Polychoerus caudatus* abweichende, frühe Zusammentreffen der beiden Vacuolensysteme wird dem in der Einzahl vorhandenen Bursamundstücke die Möglichkeit gegeben, Sperma den durchtretenden Eiern zuzuführen.

Biologische Bemerkungen.

Monochoerus illardatus ist ein typischer Hochseeplanktont. Wo immer wir ihn bisher antrafen, da fand sich auch *Convoluta pelagica* vor, nicht aber galt das Umgekehrte. Seine Verbreitung scheint nicht so weit nach dem Norden zu reichen wie die der letztgenannten Art. So haben wir ihn im Golfe von Triest und in den nordistrianischen Gewässern ziemlich spärlich angetroffen, während man bei Rovigno bereits mit Sicherheit darauf rechnen kann, bei jeder Ausfahrt einige Individuen zu erbeuten. Wir fischten *Monochoerus illardatus* tagsüber in einer Tiefe von 3—4 m unter der Oberfläche, während Netzzüge in den darüber liegenden Wasserschichten fast immer vergeblich waren.

Die Geschlechtsperiode dürfte in die Herbstmonate zu verlegen sein.

Als Nahrung dienen hauptsächlich marine Krebschen, doch scheinen gelegentlich auch kleinere Artgenossen nicht verschmäht zu werden; wenigstens fanden wir einmal im Centralparenchym ein wahrscheinlich einer *Convoluta pelagica* angehörendes Bursamundstück vor. Auffallend häufig, fast könnte man sagen in der Mehrzahl der Fälle, sucht man aber vergebens nach Fraßkörpern. Aus solchen negativen Beobachtungen aber schon den Schluß zu ziehen, daß den Zoochlorellen ein nennenswerter Anteil an der Ernährung des Wurmes zugeschrieben werden darf, halten wir nicht für gerechtfertigt.

An Widerstandskraft und Zähigkeit übertrifft *Monochoerus illardatus* noch *Convoluta pelagica*.

[1] Löhner (12), S. 498—499.

Systematik.

Die bereits an andrer Stelle[1] gegebene Diagnose des Genus *Monochoerus* lautet:

Convolutidae mit Bursa seminalis und einem in das Randparenchym hineinragenden Mundstück.

Mund ventral, fast in Körpermitte, Pharynx simplex lang; Hoden von folliculärem Bau; männlicher Copulationsapparat mit Adenodactylen versehen. Vagina lang, mit einem wimpertragenden Cylinderepithel ausgekleidet.

Als wichtigstes Charakteristikum darf jedenfalls das Verhalten des Bursamundstückes zu seiner Umgebung angesehen werden. Obwohl es in seinem Aufbau noch sehr an das Convolutenmundstück erinnert, besteht doch ein grundlegender Unterschied gegenüber dem Genus *Convoluta* darin, als es mit seinem distalen Ende nicht in das Antrum femininum hineinragt, sondern dem Randparenchym der Ventralseite zugekehrt ist. Eine verhältnismäßig lange, in ihrem Anfangsteile zu einem drüsenbesetzten Antrum femininum erweiterte Vagina durchbohrt die Hinterwand der Bursa und ermöglicht die Einführung des Spermas bei der Begattung.

Die einzige bekannte Art des Genus *Monochoerus*, *Monochoerus illardatus* Löhner et Micoletzky, wäre wie folgt zu charakterisieren.:

Länge bis 1,2 mm, Breite bis 0,6 mm. Gestalt langgestreckt drehrund, die Körperenden abgerundet, das schlankere Hinterende nicht schwänzchenartig abgesetzt. Seitenränder im beschränkten Grade einschlagbar.

Färbung dunkel oliv- bis schmutziggrün, bedingt durch diffus zerstreute Zoochlorellen; wenig durchsichtig; die gesamte Oberfläche gleichmäßig besetzt mit dunkelbraunen, aus dem Integumente vorragenden Pigmentstäbchenpaketen; die in diesen enthaltenen »Riesenpigmentstäbe« 7,2 μ lang, an beiden Enden zugespitzt.

Sagittocysten fehlend, Rhabditen fehlend, Haftscheibe fehlend. Diffuse Stirndrüsen vom *Convoluta henseni*-Typus; die Ausführungsgänge dicht nebeneinander mündend.

Mund etwas vor der Körpermitte, Pharynx simplex lang und muskulös. Parenchym dem zweiten Typus zugehörend, Freßzellen vorhanden, das Stützparenchym in ein Rand- und Centralparenchym

[1] Löhner und Micoletzky (13), S. 483—484.

geschieden; das erstere aus dicht gedrängten, runden Bindegewebszellen aufgebaut, die Hauptmasse der Zoochlorellen enthaltend; im letzteren die Freßzellen.

Augen fehlend.

Gehirn aus zwei räumlich getrennten, seitlich der Mittelebene gelegenen Ganglienmassen zusammengesetzt, die durch zwei aufeinander folgende Commissuren verbunden werden. Der rückwärtigen ist die Statocyste, die den *Convoluta*-Typus zeigt, ventral angelagert. Von Längsnervenstämmen sind vorhanden je ein Paar »innere« und »äußere dorsale Längsnerven«, ein Paar »Randnerven« und mindestens ein Paar »ventrale Längsnerven«.

Abstände zwischen Mund, weiblicher, männlicher Geschlechtsöffnung und Hinterende annähernd gleich. Chitinrohr des kugeligen, bis 90 μ messenden Bursamundstückes mäßig gekrümmt, an der Basis 18—25 μ dick. Männlicher Copulationsapparat zusammengesetzt aus einer nierenförmigen, als Samenbehälter fungierenden »Penisblase«, deren Ausführungsgang und zwei Adenodactylen; Spermatozoen bis 260 μ lang.

Typischer Hochseeplanktont; nicht selten.

Zum Schluß kommen wir einer angenehmen Pflicht nach, wenn wir dem Vorstande der k. k. Zoologischen Station zu Triest, Herrn Prof. Dr. C. J. Cori und dem Vorstande der Zoologischen Station Rovigno, Herrn Dr. Th. Krumbach auch an dieser Stelle unsern wärmsten Dank für ihre liebenswürdige Unterstützung und ihre Bemühungen bei der Materialbeschaffung aussprechen. Weiter haben wir vielmals zu danken Herrn Hofrat Prof. Dr. L. v. Graff in Graz für die freundliche Begutachtung und das lebhafte Interesse, das er unsrer Arbeit entgegengebracht, Herrn Prof. Dr. L. Böhmig in Graz für manchen wertvollen Rat und für die gütige Überlassung von Originalpräparaten der *Convoluta henseni* Böhmig und Herrn Prof. Dr. C. Zelinka in Czernowitz für die freundlichst gewährte Benützung seiner reichen Privatbibliothek.

Graz, im Jänner 1911.

Literaturverzeichnis.

1. L. Böhmig, Die Turbellaria acoela der Plankton-Expedition. Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung. Bd. II. H. g. Kiel und Leipzig 1895. 48 S. 3 Taf.
2. — Turbellarien. Résultats du voyage du S. Y. Belgica en 1897—1898—1899. Rapports scientifiques, Zoologie. Anvers 1908. 32 p. 3 tab.
3. W. Busch, Beobachtungen über Anatomie und Entwicklung einiger wirbellosen Seethiere. Berlin 1851, A. Hirschwald. 143 S. 17 Kupfertaf.
4. Y. Delage, Etudes histologiques sur les Planaires Rhabdocoeles Acoeles. Arch. Zool. expérim. et gén. 2e sér. Tom. IV. Paris 1886. p. 109—144. t. V—VI.
5. F. W. Gamble and Fr. Keeble, The Bionomics of Convoluta roscoffensis, with Special Reference to its Green Cells. Quart. Journ. Micr. Soc. Tom. XLVII. (N. S.) London 1903 (1904). p. 363—431. tab. XXX—XXXI. Textfig. 1—5.
6. E. G. Gardiner, The growth of the ovum, formation of the polar bodies, and the fertilization in Polychoerus caudatus. Journ. of Morphol. Vol. XV. Boston 1898. p. 73—103. tab. IX—XII.
7. L. v. Graff, Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida. Bearbeitet und herausgegeben mit Unterstützung der k. Akademie der Wissenschaften zu Berlin. Leipzig 1882.
8. — Die Organisation der Turbellaria Acoela. Mit einem Anhange von G. Haberlandt: Über den Bau und die Bedeutung der Chlorophyllzellen von Convoluta roscoffensis. Leipzig 1891. 90 S. 10 Taf.
9. — Marine Turbellarien Orotavas und der Küsten Europas. Ergebnisse einiger, mit Unterstützung der kais. Akademie der Wissenschaften in Wien (aus dem Legate Wedl) in den Jahren 1902 und 1903 unternommenen Studienreisen. I. Einleitung und Acoela. Diese Zeitschr. Bd. LXXVIII. Leipzig 1904. S. 190—244. Taf. XI—XIII.
10. — Turbellaria. I. Acoela. Fr. E. Schulze, Das Tierreich. Einen Zusammenstellung und Kennzeichnung der rezenten Tierformen. 23. Lief. Berlin 1905. 35 S. mit 8 Abbild.
11. — Turbellaria. Erste Unterklasse: Acoela Ulj., H. G. Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreiches wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild. Bd. IV. 68.—74. Lief. Leipzig 1905. S. 1902.
12. L. Löhner, Untersuchungen über Polychoerus caudatus Mark. Diese Zeitschr. Bd. XCV. Leipzig 1910. S. 451—506. Taf. XV—XVII und 1 Textfig.
13. L. Löhner und H. Micoletzky, Convoluta pelagica n. sp. und Monochoerus illardatus n. g. n. sp., zwei neue Plankton-Acoela der Adria. Zoolog. Anz. Bd. XXXVII. 1911. S. 481—486. Mit 3 Textfig.
14. H. Micoletzky, Die Turbellarienfauna des Golfes von Triest. Arbeit. der Zoolog. Institute Wien. Tom. XVIII. Hft. 2. Wien 1910, A. Hölder. 16 S.

15. F. Oltmanns, Morphologie und Biologie der Algen. Jena 1904. I. Bd.
16. S. Pereyaslawzewa, Monographie des Turbellariés de la mer noire. Odessa 1892 und Schriften der neuruss. Naturf.-Gesellsch. zu Odessa, Bd. XVII.
17. W. F. R. Weldon, Haplodiscus piger, a new pelagic organism from the Bahamas. Quarterly Journal of microscop. Science. Vol. XXIX. 1889.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung:

aa, Adenodactylus anterior;
aep, Epithelauskleidung der Adenodactylen;
af, Antrum femininum;
alm, Längsmuskelschicht des Adenodactylus anterior;
am, Antrum masculinum;
ap, Adenodactylus posterior;
arm, Ringmuskelschicht des Adenodactylus anterior;
au, Auge;
bm, Bursamundstück;
bs, Bursa seminalis;
bz, freie Bindegewebszellen;
chc, Zentralkanal des Bursamundstückes;
chl, Lamellenschicht des Bursamundstückes;
chr, Chitinrohr des Bursamundstückes;
de, Ductus ejaculatorius;
dr, Hautdrüsen;
drf, Drüsen des Antrum femininum;
ei, Ei;
ep, Körperepithel;
epk, Kerne des Körperepithels;
fr, Fraßkörper;
fz, amöboide Freßzellen;
lm, Längsmuskulatur des Hautmuskelschlauches;
ma, Matrixschichte des Bursamundstückes;
mt$_1$, vorderer Transversalmuskel;
mt$_2$, hinterer Transversalmuskel;
mu, Mundöffnung;
od, als Oviduct fungierende Vacuolenkette;
ov, Ovarien;
ovk, Keimzone der Ovarien;
ovw, Wachstumszone der Ovarien;
pi, Epithelialpigmentpakete;
pk, Kerne des Stützparenchymes;
pm, Parenchymmuskeln;
pr, Penisrohr;
prep, epitheliale Auskleidung des Penisrohres;
prlm, Längsmuskulatur des Penisrohres;
prrm, Ringmuskulatur des Penisrohres;
ps, Penisscheide (Penissack);
pse, Penisblaseninhalt;
psep, Epithel der Penisscheide;
pslm, Längsmuskulatur der Penisscheide;
psrm, Ringmuskulatur der Penisscheide;
pv, Penisblase;
rm, Ringmuskulatur des Hautmuskelschlauches;
rp, Randparenchym;
s, Saum des Spermatozoons;
sdr, Schwanzdrüsen;
sp, Sperma;
st, Statocyste;
stdr, Stirndrüsen;
te, Hoden;
v, Vagina;
vg, vordere Geißel des Spermatozoons;
vs, Vesicula seminalis;
zch, Zoochlorellen;
zf, Centralfaden des Spermatozoons;
zp, Centralparenchym;
♂, männliche Geschlechtsöffnung;
♀, weibliche Geschlechtsöffnung.

Tafel XIX und XX.

Fig. 1—10. *Convoluta pelagica* Löhner et Micoletzky.

Fig. 1. Farbenskizze nach dem Leben (Zoochlorellen und Epithelialpigment-Pakete). Vergr. etwa 65/1.

Fig. 2. Habitusbild bei stärkerer Vergrößerung. Verteilung der Zoochlorellen, Anordnung der Pigmentpakete (*pi*); in den vorderen Partien der Seiteneinschlag gegen die Ventralfläche angedeutet. Zeiss Apochr. Obj. 16, Komp. Oc. 8. Vergr. 125/1. Nach dem Leben.

Fig. 3*a* und *b*. Tiere mit inkorporierten Fraßkörpern (Copepoden und Copepodeneiersäckchen). Schematische Skizzen nach dem Leben zur Größenvergleichung. Das Individuum 3*a* maß ungefähr 700 μ, der aufgenommene Copepode 450 μ.

Fig. 4*a*, *b* und *c*. Tiere in drei charakteristischen Gestaltstypen. *a*, schwimmend; *b*, festsitzend, kontrahiert, mit schwänzchenartig abgesetztem Hinterende; *c*, mit eingezogenem Vorderende.

Fig. 5. Teil eines sagittalen Längsschnittes. Region der unbewimperten »Haftscheibe«; peripheres Stützparenchym; Anteile der Ovarien (*ov*). Zeiss Apochr. Obj. 3, Komp. Oc. 8. Vergr. 667/1. Eisenhämatoxylinfärbung.

Fig. 6*a* und *b*. Zoochlorellen bei Eosin-Hämatoxylinfärbung. Chloroplast hellviolett, Pyrenoid rot, Kern dunkelblau. *a*, Seitenansicht; *b*, Flächenansicht. Vergr. 2000/1.

Fig. 7*a* und *b*. Zoochlorellen bei Eisenhämatoxylinfärbung. Chloroplast dunkelgrau, Pyrenoid hellgrau, Kern schwarz. *a*, Seitenansicht; *b*, Flächenansicht. Vergr. 2000/1.

Fig. 8. Spermatozoon. Gezeichnet nach dem Leben bei Vitalfärbung mit Neutralrot. Zeiss Apochr. Obj. 4, Komp. Oc. 6. Vergr. 375/1.

Fig. 9. Längsschnitt durch die Penisregion. Penisrohr (*pr*) und Penisscheide (*ps*). Zeiss Aprochr. Obj. 3, Komp. Oc. 8. Vergr. 667/1. Hämatoxylin-Eosinfärbung.

Fig. 10. Schiefer Querschnitt durch das chitinöse Bursamundstück. Zentralkanal (*chc*), Chitinrohr (*chr*), Matrixgewebe (*ma*). Zeiss Apochr. Obj. 3, Komp. Oc. 8. Vergr. 667/1.

Fig. 11—16. *Monochoerus illardatus* Löhner et Micoletzky.

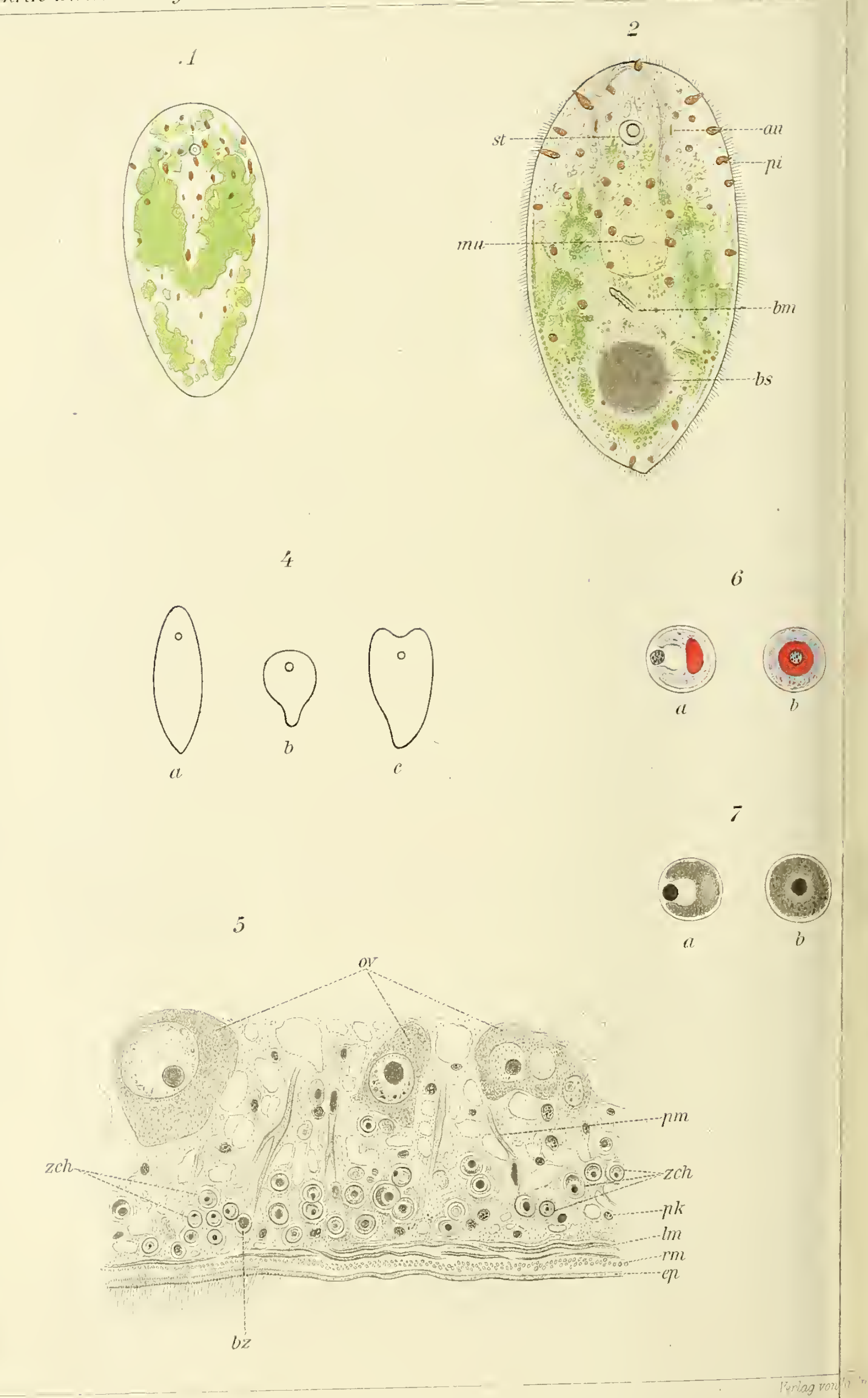
Fig. 11. Farbenskizze nach dem Leben. Epithelialpigmentpakete (*pi*), weibliche Gonaden (*ov*). Vergr. 40/1.

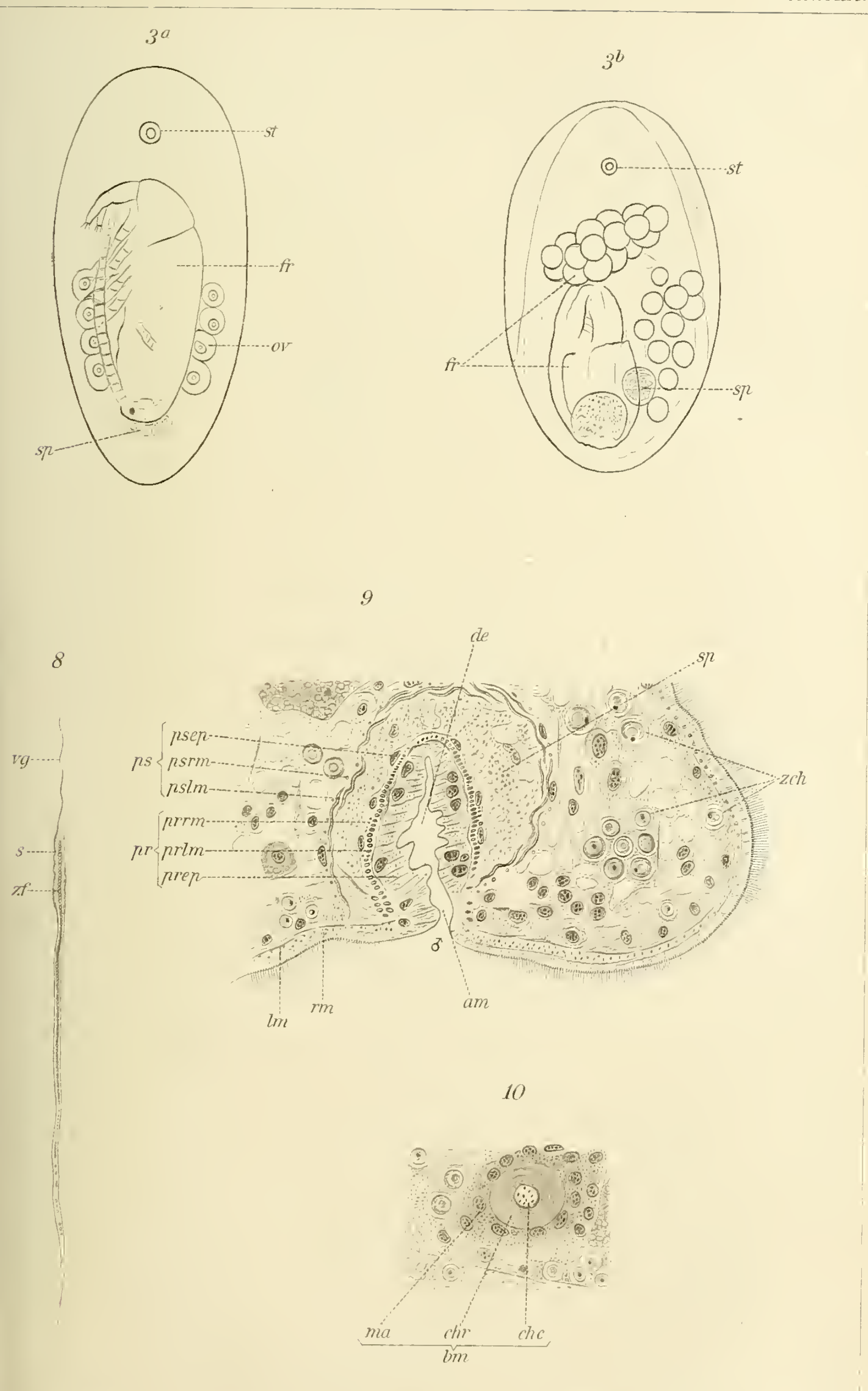
Fig. 12. Querschnitt durch das Vorderende. Stirndrüsen (*stdr*); vorderes queres Muskelband (mt_1). Zeiss Apochr. Obj. 16, Komp. Oc. 8. Vergr. 125/1. Eisenhämatoxylinfärbung.

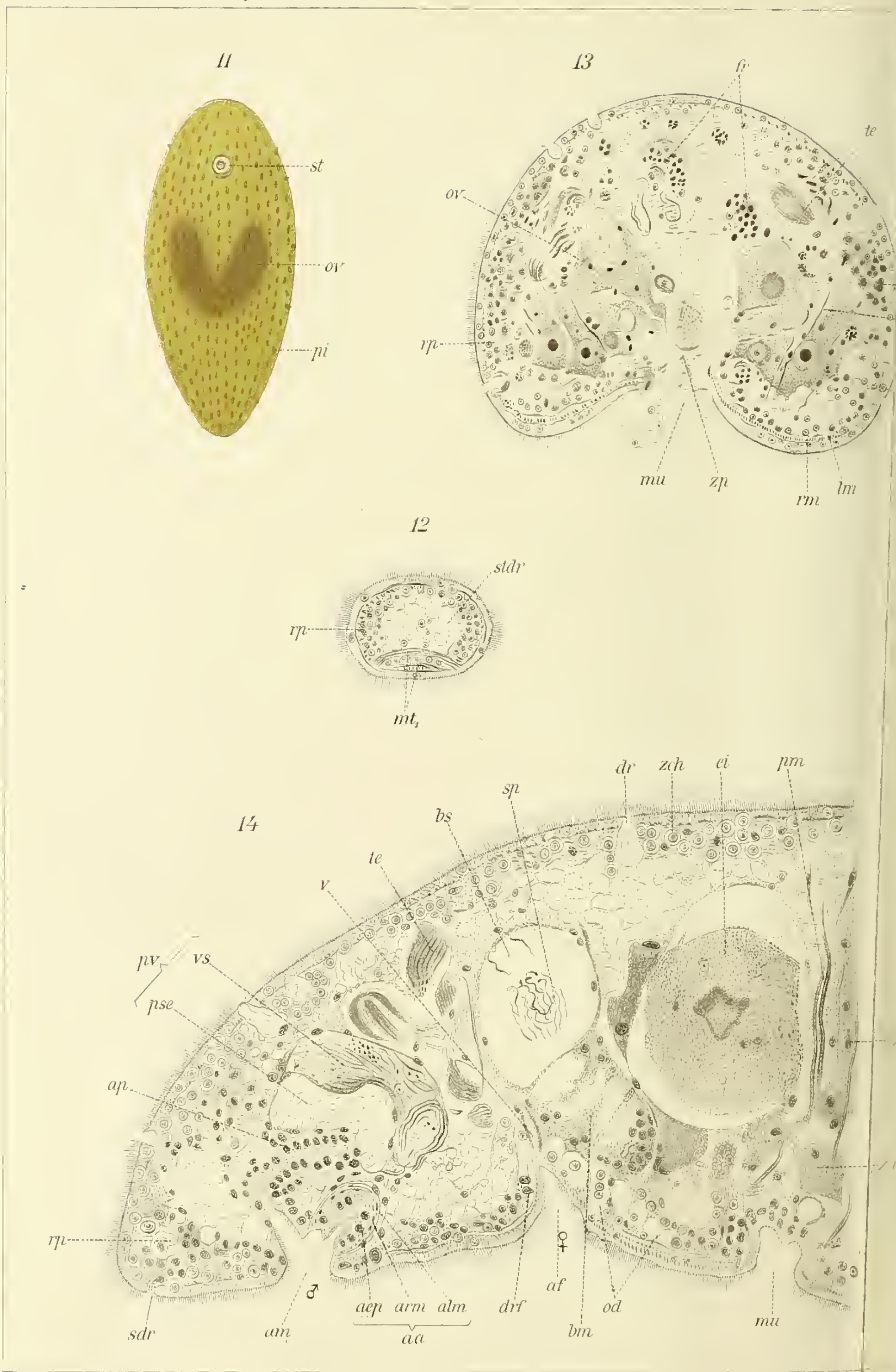
Fig. 13. Querschnitt durch die Mundregion. Rand- (*rp*) und Centralparenchym (*zp*); Hoden (*te*); Ovarien (*ov*). Zeiss Apochr. Obj. 16, Komp. Oc. 8. Vergr. 125/1. Eisenhämatoxylinfärbung.

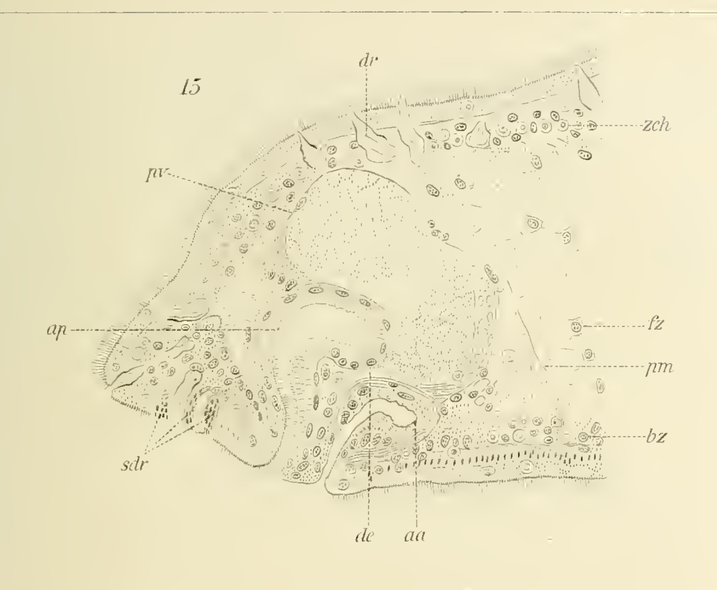
Fig. 14. Längsschnitt durch die hintere Körperhälfte eines geschlechtsreifen Tieres. Rand- (*rp*) und Centralparenchym (*zp*); Gonaden; Bursa seminalis (*bs*) mit exzentrisch getroffenem Mundstück (*bm*); männlicher Copulationsapparat. Der Adenodactylus posterior (*ap*) nur exzentrisch getroffen. Zeiss Apochr. Obj. 4, Komp. Oc. 4. Vergr. 250/1. Hämatoxylin-Eosinfärbung.




1
2
st
au
pi
mu
bm
bs
4
a
b
c
6
a
b
7
a
b
5
ov
pm
zch
zch
pk
lm
rm
ep
bz


3a
st
fr
ov
sp
3b
st
fr
sp
9
de
sp
8
vg
ps
psep
psrm
pslm
zch
prrm
pr
prlm
s
prep
zf
♂
lm
rm
am
10
ma
chr
chc
bm


11
st
ov
pi
13
fr
te
ov
rp
mu
zp
rm
lm
12
stdr
rp
mt_1
14
dr
zch
ei
pm
sp
bs
te
v
pv
vs
pse
ap
rp
sdr
am
♂
aep
arm
alm
aa
drf
♀
af
bm
od
mu



16
sp
bs
ov
ma
chl
chr
chc
bm
v
bz
♀
af
rp
lm
rm



Fig. 15. Längsschnitt durch das Hinterende eines jungen Tieres. Männlicher Copulationsapparat mit Penisblase (*pv*) und den beiden Adenodactylen (*aa, ap*); Schwanzdrüsen (*sdr*). Zeiss Apochr. Obj. 4, Komp. Oc. 4. Vergr. 250/1. Hämatoxylin-Eosinfärbung.

Fig. 16. Längsschnitt durch die Bursa seminalis (*bs*) und das chitinöse Bursamundstück (*bm*). Vagina (*v*) und weibliche Geschlechtsöffnung (♀). Wegen der etwas schrägen Schnittrichtung ist die Verbindungsöffnung zwischen Vagina und Bursa seminalis nicht getroffen. Zeiss Apochr. Obj. 3, Komp. Oc. 4. Vergr. 333/1. Hämatoxylin-Eosinfärbung.

Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklungsgeschichte der Genitalorgane bei Lepidopteren.

Von

Karl Zick.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg a. d. L.)

Mit 24 Figuren im Text und Tafel XXI, XXII.

Inhaltsübersicht.

Seit

A. Einleitung 43

B. Eigne Untersuchungen 43

1. Material, Biologisches, Methoden 43
2. Entwicklungszustand beider Genitalorgane und Geschlechtsunterschiede im jungen Räupchen 43
3. Die Genitalorgane gegen Ende der zweiten Larvenperiode . . . 44
4. Die weitere Entwicklung des larvalen Hodens 45
5. Ausbildung des definitiven geschlechtsreifen Hodens 46

Anhang: Bakteroiden im Hoden von *Pieris* 47

Zusammenfassung der Resultate 47

Literaturverzeichnis 47

Erklärung der Abbildungen 4

A. Einleitung.

Nächst der allgemeinen Kenntnis der Entwicklungsvorgänge der tierischen Ontogenie ist der mit am meisten untersuchte und inte essierende Gegenstand der Entwicklungsgeschichte Entstehung u Herkunft der Geschlechtsorgane. Die Insekten sind ein beliebt Objekt für diese Untersuchungen gewesen. Die Art der Fragestellu änderte sich mit dem Fortschritt der mikroskopischen Technik. A Malpighi und Swammerdam im 17. Jahrhundert zuerst die Frage i Angriff nahmen, war das Zustandekommen der äußeren Morpholog eine Aufgabe, die sie mit Hoffnung auf Erfolg in Angriff nehmen konnte.

Dabei machten sie die Erfahrung, daß die Unterschiede im Bau beider Geschlechtsorgane, in der Ontogenie durch Puppe und Larve rückschreitend, immer unscheinbarer wurden und sich schließlich ganz verloren. Damit war die Frage nach Zeitpunkt und Art der Geschlechtsdifferenzierung gegeben. Ihr sind im wesentlichen gewidmet die Arbeiten von Herold, Suckow, Brandt, Bessels, H. Meyer. Es wird festgestellt, daß bei Schmetterlingen die das Ei verlassenden jungen Räupchen bereits geschlechtlich differenziert sind. Kenntlich sind die Geschlechter an der Gestalt der Keimdrüsenanlage und an dem Ansatz des Ausführungsganges. Der letztgenannte Unterschied soll ganz typisch sein und in allen Fällen eine Unterscheidung von Männchen und Weibchen ermöglichen. In diesem Sinne bestätigen ihn später v. la Valette St. George, Toyama, Grünberg.

Seitdem die vervollkommnete Technik die Herkunft der Keimzellen zu untersuchen gestattete, eine Frage, der aus theoretischen Gründen besonderes Interesse gilt, beschäftigt die Autoren fast ausschließlich dieses Kapitel aus der Entwicklungsgeschichte der Insektengenitalien. Bei Hegner findet sich neuerdings eine ausführliche zusammenfassende Darstellung der betreffenden Literatur, so daß sie sich hier erübrigt. Allgemein ist das Ergebnis der Untersuchungen dahin zu charakterisieren, daß es gelungen ist, die Sonderung der Geschlechtszellen in immer frühere Stadien der Entwicklung zurückzuverfolgen; in Stadien, in denen von einer Differenzierung von Zellen oder Keimblätterbildung überhaupt noch nicht die Rede sein kann, so daß Heymons' Anschauung vom Jahre 1891, wonach die Geschlechtszellen der Insekten »Zellen sui generis sind, die insofern in einem bestimmten Gegensatz zu den übrigen Körperzellen stehen, als sie gleich von vornherein von der Gewebsbildung ausgeschlossen werden«, sich zu bestätigen scheint.

Neben dem Ursprung der Genitalzellen selbst ist eine Frage von besonderem Interesse die Beteiligung der Genitalzellen am Aufbau des fertigen Geschlechtsorganes. Die anatomische Untersuchung des ausgebildeten Organes lehrt, daß mindestens zwei Zellarten, Geschlechts- und Epithelzellen, meist aber drei, Geschlechtszellen, Nährzellen und Epithelzellen die Insektenkeimdrüse zusammensetzen. Sind alle drei Derivate der Keimzellen oder nur die definitiven Geschlechtszellen? Welche Rolle spielen die Keimzellen beim Aufbau des Genitalorganes? Diese Frage beherrscht in zweiter Linie das Interesse bei den Untersuchungen. Daneben ist eigentlich nur noch ein Gesichtspunkt leitend gewesen: die Ernährungsverhältnisse der reifenden und reifen Keimzellen.

Seit Verson in der nach ihm benannten Zelle einen besonderen Ernährungsmechanismus für die heranwachsenden Keimzellen entdeckte, haben diese Verhältnisse wiederholt Beachtung und Bearbeitung gefunden; zuletzt durch Grünberg.

Die die älteren Autoren beschäftigende Frage nach dem ersten Auftreten geschlechtlicher Unterschiede bei Lepidopteren ist in neuerer Zeit mit den vervollkommneten technischen Hilfsmitteln nicht wieder behandelt worden. Ihr ist die nachfolgende Untersuchung gewidmet. Sie setzt sich zur Aufgabe die Feststellung der geschlechtlichen Unterschiede junger Rhopalocerenraupen beim Verlassen des Eies, verfolgt die weitere Ausprägung dieser Unterschiede bis zu ihrer völligen Deutlichkeit nach der ersten Häutung und beschäftigt sich dann mit der Entwicklung des Hodens bis zum geschlechtsreifen Organ. Dabei werden verschiedene andere Fragen, besonders die der Ernährung der Keimzellen, behandelt werden.

B. Eigne Untersuchungen.

Material, Biologisches, Methoden.

Als Material diente in erster Linie der gewöhnliche Kohlweißling, *Pieris brassicae*, daneben zwei *Vanessa*-Arten, *Vanessa io* und *Vanessa polychloros*. Ihre Beschaffung macht keine Schwierigkeiten. Alle drei Species bringen es in hiesiger Gegend unter normalen Witterungsverhältnissen auf zwei Generationen im Laufe des Jahres. Es spielt sich der Entwicklungscyclus bei *Pieris* — die Vanessen weichen davon nur unerheblich ab — zeitlich etwa so ab: Aus den überwinterten Puppen brechen die Falter im April oder Anfang Mai — die Weibchen meist etwas später wie die Männchen — hervor. Nach vollzogener Copulation erfolgt in der zweiten Hälfte des Mai die Eiablage, so daß Anfangs Juni die Gelege, meist nicht sehr zahlreich, zu finden sind. Die Entwicklung des Eies dauert durchschnittlich 10 Tage — die Eier der zweiten Generation entwickelten sich im Juli im Zimmer in 5 bis 6 Tagen — die jungen Raupen wachsen in 2–3 Wochen zur Verpuppungsreife heran. Die Puppenruhe dauert im Mittel 14 Tage. Anfangs Juli erscheint demnach die zweite Generation, die während des ganzen Juli und August fliegt und die Hauptbrut liefert, die im August und September die Verwüstungen in unsern Gemüsegärten anrichtet. Im September verpuppt sich diese Generation; verspätete Gelege können bis tief in den Oktober hinein fressen, ja sie wurden noch Anfang November gefunden.

Zur Entwicklung einer dritten Generation scheint sich *Pieris* nur

schwer zu entschließen, trotzdem eigentlich die Jahreszeit dem nichts in den Weg stellt. So hielt ich in dem warmen Herbst 1908 eine Zucht von mehreren hundert *Pieris*-Puppen, die Ende August die Raupenhaut abgestreift hatten, im Zimmer und tagsüber dem direkten Sonnenlichte ausgesetzt, ohne daß die Falter ausgeschlüpft wären. Nur ein einziges Exemplar der dritten Generation ging aus der Puppe hervor. Im nächsten Frühjahr lieferte die Zucht eine reichliche Nachkommenschaft beiderlei Geschlechts.

Auch die *Vanessa*-Arten sind infolge ihres geselligen Zusammenlebens leicht zu beschaffen.

Bei der Untersuchung ist darauf zu achten, daß die zur Präparation gelangenden Raupen frei von Parasiten sind, da eine Infektion mit großen Parasiten die Entwicklung der Raupe und ihrer inneren Organe wesentlich beeinflußt. Namentlich ist hier die bekannte Infektion der *Pieris*-Raupen mit den Larven von *Microgaster aculeatus* gemeint. So waren z. B. bei einer stark mit diesen Larven erfüllten erwachsenen männlichen *Pieris*-Raupe die Hoden in der Größe weit zurückgeblieben, nur blaßrot, statt wie sonst violett gefärbt und ein ganzes Segment nach hinten verschoben. Offenbar waren die die Hoden nach vorn zu befestigenden Gewebsstränge von den Parasitenlarven zerstört und die Hoden, dem Zuge der straff gespannten Ausführungsgänge folgend, nach hinten gerutscht. Aufzucht aus dem Ei ergibt am einfachsten brauchbares Material.

Die jungen Raupen gelangten fast ausschließlich auf Querschnittserien von 4 und 5 μ Dicke zur Untersuchung. Konserviert wurde mit Flemmings starker und schwacher und mit Hermanns Lösung, gefärbt mit Heidenhains Eisenhämatoxylin, Methoden, die für diese Objekte bereits von Grünberg erprobt waren. Ältere Raupen, Puppen und Imagines wurden in der ventralen Mittellinie geöffnet. Diese für Arthropoden sonst ungewöhnliche Präparationsmethode bringt nach Abheben des Darmes die Genitalorgane in situ zur Anschauung.

Entwicklungszustand beider Genitalorgane und Geschlechtsunterschiede im jungen Räupchen.

Die *Pieris*-Raupen verlassen 1,8 mm lang das Ei. Sie sind bereits geschlechtlich differenziert, wie auch, für andre Lepidopterenformen, Toyama, v. la Valette St. George und Grünberg bekannt war. Alle drei Autoren heben hervor, daß es schwierig sei, wegen der weitgehenden Übereinstimmung in der Form der ganzen Anlage, in der Gestalt der Genitalschläuche und dem histologischen Charakter der

Keimzellen Hoden und Ovarien mit Bestimmtheit zu unterscheiden. Als Unterscheidungsmerkmale werden angeführt: Differenzen in der Größe der Genitalanlagen: der junge Hoden soll bei gleichaltrigen Anlagen größer sein wie das junge Ovarium, und Verschiedenheiten im Ansatz der Ausführungsgänge: beim Hoden sollen die Ausführungsgänge auf den einander zugekehrten Seiten der Genitalanlagen inserieren, beim Ovarium auf den voneinander abgewandten Seiten.

Was die äußere Gestalt der Genitaldrüsen der eben ausgeschlüpften *Pieris*-Raupen anbetrifft, so kommt sie in Fig. 1 und 2, Taf. V, der Heroldschen Arbeit gut zum Ausdruck. Es stellen die Hoden kleine, walzenrunde Körperchen dar, deren Längsachse mit der Längsachse des Körpers zusammenfällt. Drei anfänglich sehr unbedeutende Ringfurchen deuten die eben vor sich gehende Bildung der Septen an, die das Lumen in vier Abteilungen, die späteren Follikel, gliedern. Der ursprüngliche Mangel jeder medianen nierenförmigen Einkrümmung des Körperchens bringt es mit sich, daß die den jungen Hoden genau quer durchsetzenden Septen bei gut orientierten Querschnitten in ihrer ganzen Ausdehnung innerhalb des Schnittes zu liegen kommen und nur schwer wahrzunehmen sind.

Den äußeren Habitus des jungen Ovariums gibt Herolds Fig. 2, Taf. V, wieder. Richtig ist die äußere Gestalt wiedergegeben als eines abgeflacht viergliedrigen Gebildes, dessen vier Glieder, die Anlagen der späteren Eiröhren, eine leichte radiäre Konvergenz zur Ansatzstelle des Ausführungsganges hin zeigen. Nicht richtig dagegen kommt zum Ausdruck die Orientierung des Gebildes im Raupenkörper. Nach Herold verlaufen die Eiröhrenanlagen parallel der Längsachse des Körpers. Dann müßten auf Querschnitten sämtliche vier Eiröhren nebeneinander getroffen werden, was nie der Fall ist. Es ist stets nur eine im Schnitte getroffen oder höchstens zwei, und dann die eine von diesen in ihrem distalen, die andre im proximalen Teile. Es ist also die Längsachse des Gebildes nicht parallel der Längsachse des Räupchens, sondern steht annähernd senkrecht dazu.

Auch die Größenunterschiede zwischen den Genitalanlagen beider Geschlechter, die schon von v. la Valette und Grünberg betont worden sind, und die durch den Unterschied in der Größe und Anzahl der Querschnitte bestätigt werden, finden in den citierten Figuren Herolds ihren entsprechenden Ausdruck (Fig. 1 und 2).

Beide Organanlagen finden sich wie bekannt im fünften Abdominalsegment dorsal zwischen Darm und Rückengefäß. Ihre Lage im Schnittbilde wird veranschaulicht durch Fig. 1 (♂) und 2 (♀).

Wir gehen zur Beschreibung des feineren Baues der Hodenanlage über. Die Wandung des jungen Hodens wird gebildet von einer bindegewebigen Hülle, zu welcher sich mehr oder weniger abgeflachte Zellen in ein-, gelegentlich mehrschichtiger Lagerung zusammenschließen. An der dem Ausführungsgang gegenüberliegenden Seite, also der Hinterwand des Follikels pflegt sie am dicksten, längs einer dem Ausführungsgange median benachbarten Zone am dünnsten und kernfrei zu sein. Nach innen zu weist sie einen besonders starken, lichtbrechenden Kontur auf, der von den Autoren als besondere Membran gedeutet und als Hüllmembran oder Tunica propria bezeichnet wird. Diese Hülle bildet nun um den Hodeninhalt keine geschlossene, ununterbrochene Wandung. Sie erscheint vielmehr in der ventralen oder einer ventrolateralen Längslinie aufgeschlitzt, wodurch zwei freie Ränder entstehen, welche sich gleich den Rändern eines Mantels ein wenig über einander schlagen. Längs des ventralen freien Randes haben sich die Zellen der bindegewebigen Hülle besonders stark angehäuft und mehrfach übereinandergeschoben, wodurch dieser freie Rand leistenförmig verdickt erscheint. Diese Randleiste, welche von vorn nach hinten an Stärke zunimmt, hebt sich nahe dem Hinterende von dem Rande ab und geht in einen freien, soliden Zellstrang, die Anlage des Ausführungsganges über.. In Fig. 1 ist links diese Übergangsstelle flach angeschnitten. Wie aus der Figur ersichtlich, weist auch der laterale Rand eine, wenn auch unbedeutende Verdickung auf.

Die Hodenhülle schließt ursprünglich einen einheitlichen ungeteilten Hohlraum ein. Ungefähr auf dem Stadium des zum Ausschlüpfen reifen Räupchens beginnt nun die Bildung der Septen und damit die Gliederung des Hodenlumens in die — normalerweise — vier Follikel. Von dem Vorgange der Septenbildung und ihren nächsten morphologischen Folgen bin ich auf Grund der Präparate zu nachstehender Vorstellung gekommen. Anschaulicher wie auf Querschnitten, auf denen sie flach getroffen werden, kommen die Septen auf Sagittalschnitten, wie sie Grünberg in seinen Fig. 1, 18, 19 für *Bombyx mori* darstellt, zum Ausdruck.

Von der hinteren, d. h. dorsalen Wandung des Hodens aus erheben sich in gleichen Abständen in das Lumen hinein drei flache, solide, scharfkantige, in der Aufsicht mondsichelförmige Falten. Das Fortschreiten dieser Falten durch das Lumen hindurch zur gegenüberliegenden Wandung geht in der Weise vor sich, daß die Endzipfel der Falte voraneilen und so der an der Septenbildung beteiligte Abschnitt des Umfanges der Wandung immer mehr zunimmt. Dadurch wird

die Kommunikation zwischen den einzelnen Abschnitten des Hodenlumens, den Follikeln, immer mehr eingeengt, immer mehr abgerundet und immer mehr nach der Ventralseite hin verschoben. Hier endet die Wandung, wie oben ausgeführt, mit den beiden freien Rändern (Fig. 1), und es scheint damit einem weiteren Fortschreiten der Zipfel des freien Septenrandes, die aufeinander zu wachsen, ein Ziel gesetzt. Es erhebt sich jedoch der der lateralen Wandung aufsitzende Septenzipfel von seiner Unterlage und wächst auf die ventrale Wand überspringend, an dieser entlang dem Zipfel dieser Wandung entgegen. Beide treffen sich und verschmelzen miteinander, womit der völlige Verschluß der Septen und damit die Trennung der Follikel perfekt geworden ist. Es erläutert dies Fig. 3. Es stellt dies Bild einen Querschnitt durch einen Hoden an der Grenze des dritten und vierten Follikels, unmittelbar hinter oder vor der Septe dar. Die Nähe der Septe verrät sich durch eine geringfügige Verdickung der Hülle. Von der Stelle, wo beide freien Ränder aneinanderstoßen, sehen wir einen schmalen langen Zipfel an der Innenseite der ventralen Wandung sich entlang erstrecken und an der dünnsten Stelle der Ventralseite endigen. Es ist dieser schmale, lange Zipfel zu deuten als Schnitt durch die verbreiterte Peripherie oder Basis der Septe, und zwar ihrer lateralen, auf die ventrale Wand übergreifenden Partie. Es verschmelzen die sich begegnenden Zipfel der Septe an jener Stelle, wo die Hülle am dünnsten ist (in Fig. 3 mit x bezeichnet). Die Folge dieses Vorganges ist, daß jene verdickte Randleiste vom Inhalt abgetrennt wird und ihn nur noch an vier Stellen, zwischen den Septen, berührt, im übrigen aber der nun geschlossenen Hülle als Leiste oder Platte aufliegt, di am Hinterende in einen freien Zellenstrang, die Anlage des Ausführungsganges, übergeht.

Es ist hierzu noch zu bemerken, daß das Studium der geschilderte Verhältnisse gut konservierte und nicht zu stark gefärbte Objekt voraussetzt, da man sich im wesentlichen an die bei Benutzung d Mikrometerschraube lichtstark aufblitzenden Konturen zu halten ha Nur zwei meiner Präparate dieses jüngsten Larvenstadiums entsprache diesen Anforderungen. Außerdem ging voraus das Studium des ba zu beschreibenden Räupchens der zweiten Larvenperiode, bei dem d entsprechenden Verhältnisse infolge fortgeschrittener Entwicklung v deutlicher liegen, und die hier gewonnenen Vorstellungen unterstützt mich bei der Deutung der jüngsten Stadien.

Der Ausführungsgang stellt einen soliden Zellstrang dar, der a dem Querschnitt meist einkernig erscheint (Textfig. 3). Er senkt si

vom Hinterende des Hodens nach außen um den Darm bis zur halben Höhe des Körpers, um dann in geradlinigem Verlaufe das sechste und siebente Abdominalsegment zu durchsetzen. Im siebenten Abdominalsegment ändert er seine Richtung: er wendet sich, einen Tracheenast als Stützpunkt benutzend, nach innen und unten, d. h. der Ventralseite. Im achten Segment gewinnen dann die Enden der Ausführungsgänge Anschluß an den ektodermalen Teil des Ausleitungsapparates, an das nach seinem Entdecker als Heroldsches Organ bezeichnete Gebilde. Beides, Ausführungsgang und Heroldsches Organ, sind schon von Verson und Bisson für *Bombyx mori* beschrieben und in ihrer postembryonalen Entwicklung verfolgt worden. Die Befunde bei *Pieris* decken sich mit den Angaben der genannten Autoren. Es stellt das Organ ein unter dem Darm gelegenes, nach vorn überkipptes und der Bauchwand aufliegendes Ectodermsäckchen dar, mit verbreitertem blinden vorderen Ende und engerer hinterer Ausmündungsöffnung. Fig. 4 gibt einen Querschnitt durch die ventrale Bauchwand des achten Segmentes mit dem aufliegenden Heroldschen Organ wieder. Es ist das Organ in seinem vorderen breiteren Teile in der Höhe, in der von beiden Seiten her die Ausführungsgänge ansetzen, getroffen. Es stellt eine flache Tasche mit einem spaltförmigen Lumen dar, das einer cuticularen Auskleidung entbehrt; die Chitincuticula beteiligt sich auf diesem frühen Stadium nicht an der Bildung des Organs, sondern zieht ununterbrochen über seine Mündung hinweg. Wie die Figur zeigt, ist das Heroldsche Organ auf diesem frühen Stadium noch fast vollständig mit seiner Unterlage, der Hypodermis, verwachsen, wie aus dem Vorhandensein von nur zwei anstatt drei übereinander liegenden Zellschichten hervorgeht. Erst später — Fig. 8 — hebt sich das Heroldsche Organ von seiner Unterlage ab. An sein vorderes blindes Ende, dem die Muskulatur des Darms unmittelbar aufliegt, treten von beiden Seiten die Enden der Ausführungsgänge heran. Es zeigen diese Gangenden noch keine Spur jener bald so deutlichen, hohlen Endanschwellung, wie sie z. B. in Fig. 8 rechts für ein Räupchen der zweiten Larvenperiode zum Ausdruck kommt. Auch Verson und Bisson konnten diese von ihnen als hinterer Endkolben bezeichnete blasige Anschwellung erst bei Räupchen nachweisen, die das früheste Postembryonalleben bereits hinter sich hatten. Trotzdem vermuten sie, daß es sich um ein von Anfang an vorhandenes Gebilde handelt, dessen Lumen sich nur vorübergehend bis zur Unkenntlichkeit verengert hat und identifizieren es mit Wheelers Terminalampulle. Es ist das, wie auch von andern, z. B. Heymons angegeben wird, ein persistierender

und an der Bildung des Genitalausführungsapparates sich beteiligender Rest des Cölomsäckchen des zehnten Abdominalsegmentes. Ein Urteil darüber steht mir nicht zu; es setzt das ein eingehendes Studium der Embryonalstadien voraus.

Der Hodeninhalt besteht aus großen Zellen, den Spermatogonien (Fig. 1). Sie entsprechen durchaus der Beschreibung, die GRÜNBERG davon gibt: große, runde Kerne zeigen einen oder zwei annähernd zentral gelegene Nucleolen und einen peripheren Belag kleiner Chromatinkörnchen. Wenn auch Zellgrenzen nicht immer deutlich wahrzunehmen sind, so spricht doch der Gesamtbefund entschieden für isolierte, getrennte Zellleiber um die Spermatogonienkerne.

Auch die für den Lepidopterenhoden so charakteristische VERSONsche oder Apicalzelle ist bereits zu beobachten. Sie unterscheidet sich histologisch noch in keiner Weise von einer Spermatogonie, aus der sie hervorgegangen sein soll, verrät ihre Anwesenheit aber durch ihre Lage im Centrum eines Kranzes von Plasmakegeln, zu welchen der Zellleib der umliegenden Spermatogonien ausgezogen ist, und durch kleine schwarze Körnchen in ihrer unmittelbaren Umgebung. In Fig. 1 ist rechts der Schnitt unmittelbar hinter der Apicalzelle des dritten Follikels geführt, so daß deren Zellleib, nicht mehr aber ihr Kern getroffen ist.

Kerne oder Zellen andrer Natur sind mit Konstanz nicht zu beobachten.

Einen Querschnitt durch das Genitalsegment eines eben ausgeschlüpften weiblichen Räupchens gibt Fig. 2 wieder. Das Ovarium stellt ein flaches, etwa sektorförmiges Gebilde dar, das im fünften Abdominalsegment dorsal zwischen Darm und Rückengefäß in der in Fig. 2 wiedergegebenen Orientierung liegt. Eine Gliederung in die vier Eiröhrenanlagen beginnt sich eben anzulegen in Gestalt dreier ins Lumen vorspringender Verdickungen der Hülle. Diese selbst bildet eine einfache Lage bindegewebiger Zellen, die sich gelegentlich, wahrscheinlich unter dem Drucke des prallen Inhalts, zu einer plasmatischen Lamelle reduzieren kann. Auch hier kann man von dem inneren, stark lichtbrechenden Kontur der Hülle als einer besonderen Tunica propria reden. Den Inhalt der Ovarien bilden große, den Spermatogonien ähnliche Zellen, die Oogonien, die gleich jenen runde helle Kerne mit einem, seltener zwei Nucleolen und einem peripheren Kranz von Chromatinkörnchen und meist deutlich unterscheidbare Plasmaleiber haben. Nach dem Ausführungsgang zu folgt auf die Oogonien eine andre Zellart: Zellen mit linsenförmigen Kernen, die einen geschichteten

Zellpfropf bilden, der das Lumen des Ovariums verschließt und histologisch continuierlich in den Ausführungsgang übergeht. Es stellt dieser geschichtete Zellpfropf also das vordere Ende des Ausführungsganges dar. Die bindegewebige Hülle des Ovariums endigt um ihn herum mit freiem Rande. Fig. 2 und 5 erläutern die beschriebenen Verhältnisse. Fig. 2 wurde zur Wiedergabe gewählt, da die Ovarien hier schön symmetrisch liegen und durch benachbarte Organe in keiner Weise deformiert werden. Dagegen hat das Objekt den Nachteil, daß unmittelbar vor der Mündung des Ovariums beiderseits ein Malpighisches Gefäß (*VM*) entlang zieht, das den Ausführungsgang zum scharfen Umbiegen nach hinten nötigt und nun selbst den Eindruck des Ausführungsganges hervorruft. Gewöhnlich biegt der Gang nicht so scharf nach hinten und wird daher mehr oder weniger flach angeschnitten, wie Fig. 5 zeigt, die einem andern Präparat entnommen ist.

Fig. 2 zeigt außerdem noch, dem blinden Grunde der Eiröhrenanlagen genähert, die Apicalzellen: in einer der Wandung angeschmiegten Plasmaanhäufung liegt ein Kern, etwas kleiner wie die Oogonienkerne und meist etwas anders struiert, umgeben von kleinen dunklen Körnchen und Kügelchen und auf ihn zugerichtet die kegelförmig ausgezogenen Plasmaleiber der benachbarten Oogonien — durchaus entsprechend der Grünbergschen Darstellung.

Die Ausführungsgänge stellen wie beim Männchen dünne, solide Zellstränge dar, die zu beiden Seiten des Darmes in halber Körperhöhe das sechste und siebente Abdominalsegment geradlinig durchsetzen. Um einen dorsalen Tracheenast des achten Stigmas (im siebenten Abdominalsegment gelegen) sich herumschwingend, wenden sie sich zur ventralen Mittellinie und gewinnen hier Anschluß an die Hypodermis der Intersegmentalfalte zwischen dem siebenten und achten Abdominalsegment. Fig. 6 zeigt die Ansatzstelle im Schnitt.

Der wiederholt bestätigte Unterschied beider Geschlechter im Ansatz der Ausführungsgänge kommt in Fig. 1 und 2, wie ein Vergleich lehrt, nicht ganz deutlich zum Ausdruck. Es sollen beim jungen Hoden die Ausführungsgänge auf den einander zugekehrten, beim Ovarium auf den voneinander abgewendeten Seiten inserieren. Auf etwas älteren Stadien — Fig. 7 und 9; die Orientierung im Körper ist eingetragen — ist der erwähnte Unterschied völlig deutlich. Sein Fehlen auf den jüngsten Stadien erkläre ich mir als Folge der Konservierung: der straff gespannte, solide und, wie man sich bei der Präparation älterer Stadien leicht überzeugt, zähe Ausführungsgang schrumpft bei der Konservierung, verkürzt sich und übt einen nach

außen und hinten gerichteten Zug auf den jungen, noch sehr locker suspendierten Hoden aus, dem dieser in Gestalt der Torsion nach außen Folge leistet.

Die Genitalorgane gegen Ende der zweiten Larvenperiode.

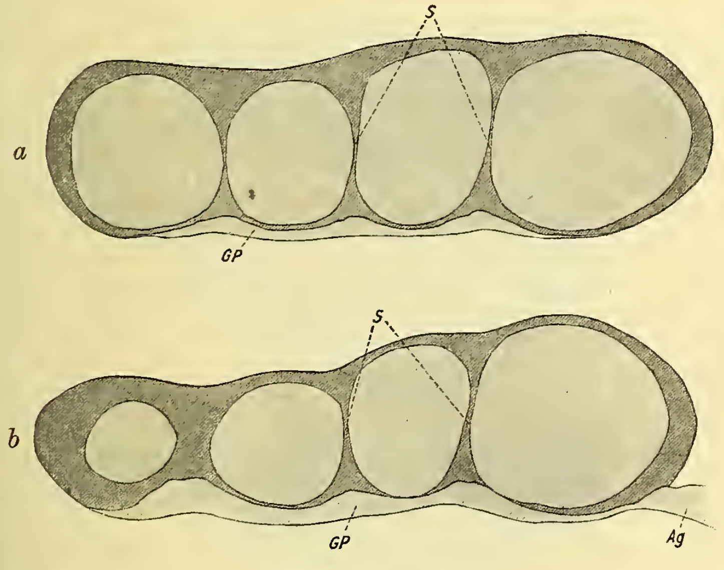
Bis zur zweiten Häutung wachsen die jungen Raupen zu einer Größe von 10—12 mm heran. Der männliche Genitalapparat bietet zu dieser Zeit folgendes Bild.

Der Hoden stellt wie früher jederseits ein walzenrundes Körperchen dar, dessen Längsdurchmesser nahezu das vierfache des Querdurchmessers beträgt. Drei flache, das Körperchen in gleichen Abständen umfassende Querfurchen bedingen eine äußere Gliederung in vier gleiche Abschnitte. Die Hodenwandung besteht wie früher aus zwei Hüllen, einer äußeren bindegewebigen und einer inneren strukturlosen Hüllmembran oder Tunica propria (Fig. 7). Die äußere bindegewebige Hülle ist jetzt nicht selten zweischichtig: es liegen der inneren Oberfläche flach ausgebreitet Zellen mit dichterem, dunklerem Plasma an. Sie stellen die erste Andeutung der inneren Hülle dar, auf deren Bildung wir später zurückkommen werden.

Die geschilderte äußere Gliederung ist der Ausdruck einer inneren Gliederung. Im Bereiche der genannten Furchen sinkt die Hülle von der Peripherie nach dem Centrum zu diaphragmaartig ein zur Bildung von soliden, das Hodenlumen quer durchsetzenden Scheidewänden oder Septen. Sie gliedern das Hodenlumen in vier völlig geschiedene Räume, die Hodenfollikel. Die Septen sind in der Mitte sehr dünn, verstärken sich nach der Peripherie hin und sitzen der Wandung mit breiter Basis, ohne Kantenbildung, auf. Das hat zur Folge völlig kugelige Gestalt der Follikel. Textfig. Ia und b, zwei Sagittalschnitte durch den Hoden darstellend, zeigt das.

Mit dem so gebauten larvalen Hoden steht das Vorderende des ebenfalls embryonalen Ausführungsganges in Verbindung. Diese Verbindung ist recht eigenartig und soll erläutert werden durch Textfig. Ia, b und IIa—*k*. Diese letztere gibt eine Reihe von Querschnitten durch die ventrale oder besser ventromediane Partie der Hodenwandung, von vorn nach hinten fortschreitend, wieder. Es liegt dieser Partie der Wandung eine Zellenplatte oder -leiste auf, deren vorderes und hinteres abgerundetes Ende in II*a* und *k*, *GP* und die in ihrer ganzen Länge in Textfig. I*a* und *b*, *GP* geschnitten ist. Unter dieser Zellenplatte ist die Hodenwandung im Bereich der vier Follikel perforiert; es wird die Öffnung jedes Follikels durch die aufliegende Zellenplatte ver-

schlossen, und der Follikelinhalt berührt die Zellenplatte unmittelbar. Die Zellenplatte nimmt von vorn nach hinten an Breite zu; ihr lateraler Rand (in Textfig. II rechts, es ist auf die Querschnitte eines rechten Hodens von hinten daraufgesehen) verdickt sich von vorn nach hinten und gliedert sich am hinteren Ende in Gestalt eines soliden Zellenstranges, der Anlage des Ausführungsganges, von der Platte ab. (Textfig. II *f*—*k*, *Ag*.) Der mediane Rand der Zellenplatte hat auch seine Besonderheiten. Er liegt der Hodenwandung nicht einfach auf, sondern da, wo sie dick ist — im Bereich der Septen — ist er in sie

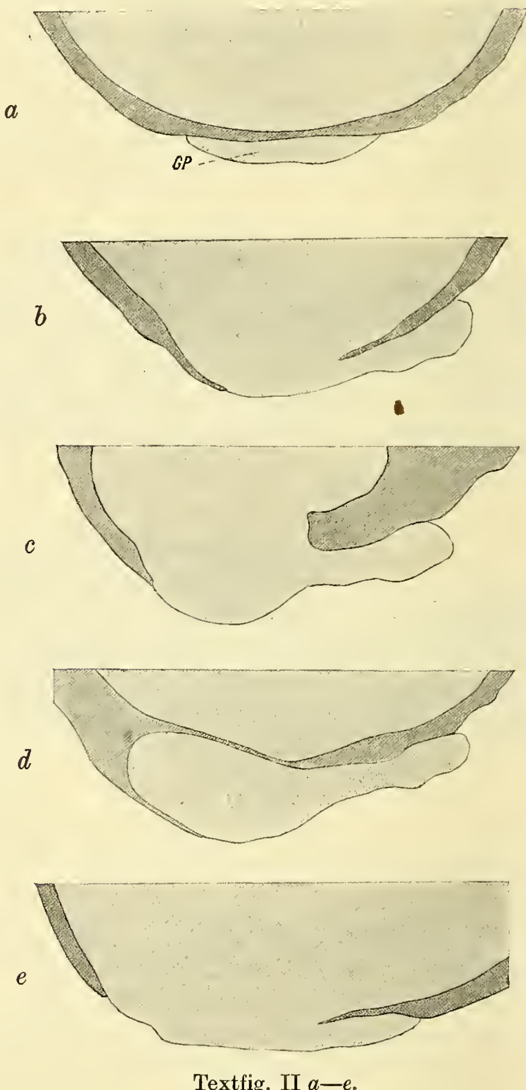


Textfig. I *a* und *b*.

eingelassen (Textfig. II *d*, *f*, *h*); da, wo sie dünn ist — auf den Follikeln — schlägt sich die Hodenwandung über den medianen Rand der Zellenplatte hinweg (Textfig. II *b*, *c*, *e*, *g*, *i*; das dunkler getönte ist die Hodenwandung). In *b*, *e*, *g* und *i* sind die Öffnungen in der Hodenwandung, je eine einem Follikel entsprechend, geschnitten. Es berührt hier der Hodeninhalt die Zellenplatte unmittelbar, eine scharfe Grenzkontur zwischen beiden wird vermißt, weshalb Hodeninhalt und Zellenplatte im gleichen blassen Tone dargestellt wurden. Diese Zellenplatte, die dem Hoden aufliegend, einerseits mit dem Follikellumen in Berührung steht, andrerseits in die Ganganlage übergeht, und so die Kommunikation zwischen Gang und Hoden vermittelt, soll als Gangkopf oder besser der Form wegen als Gangplatte bezeichnet werden.

Ihre weitere Entwicklung und Veränderung wird uns noch eingehend beschäftigen.

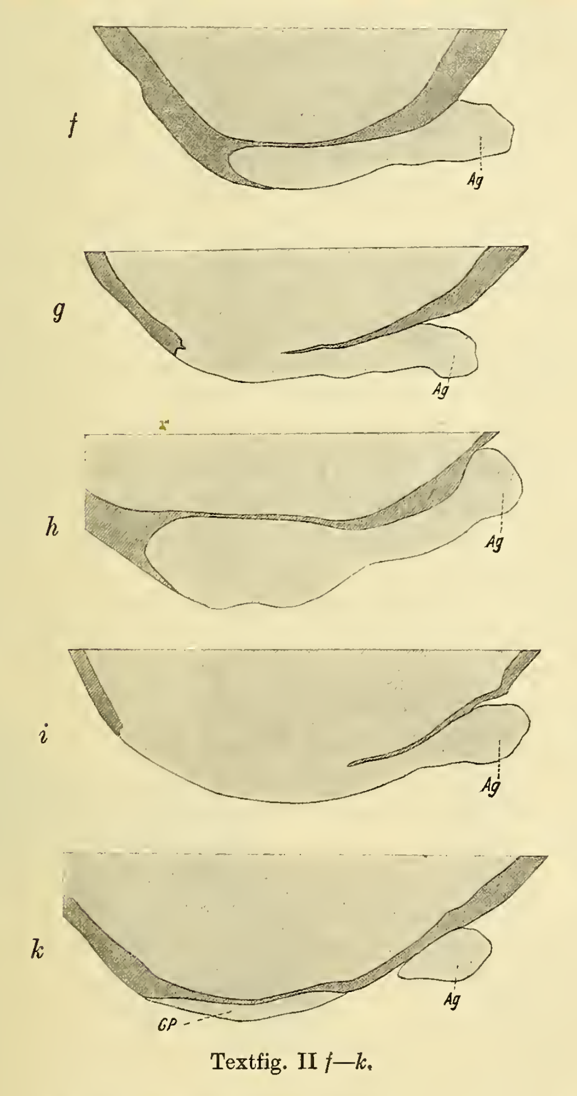
Über den gleichen Gegenstand: Kommunikation von Gang und



Textfig. II *a—e*.

Hoden auf jungen Stadien sind in der Literatur Angaben zu finden bei VERSON und BISSON. Nach ihren an *Bombyx mori* angestellten Untersuchungen »laufen die hinteren Hodenstränge gegen den Hoden in eine kolbenartige Verdickung aus, welche allmählich sich blasenartig

erweitert . . . zum vierteiligen Hodenkelche«. Es ist der oben beschriebene Befund beim jungen *Pieris*-Räupchen mit dieser Darstellung nicht in Einklang zu bringen. Von einer blasigen Erweiterung des



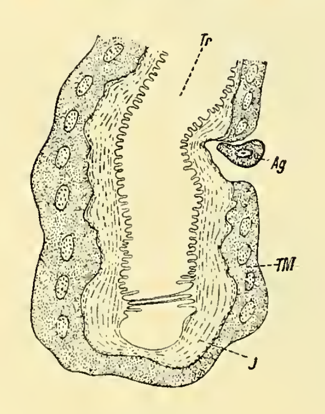
Textfig. II *f*—*k*.

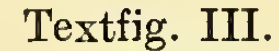
vorderen Gangendes war auf diesem Stadium nichts zu beobachten. Wohl aber entwickelt sich die Gangplatte später zu einer solchen, wovon noch die Rede sein wird.

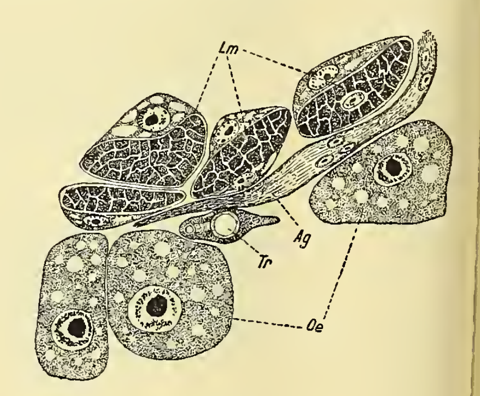
Am hinteren Ende setzt sich die Gangplatte in einen soliden Zellstrang, die Anlage des Ausführungsganges, fort (Textfig. II *i*, *k*). Dieser

Zellstrang, im Querschnitt stets drehrund, zeigt kleine runde oder elliptische Kerne, eingebettet in eine dichte dunkle Plasmagrundmasse; von Zellgrenzen ist nichts zu beobachten. Eine starke Kontur des Querschnittes ist als solide Oberflächenmembran zu deuten. Der Zellstrang zieht vom hinteren Ende des Hodens schräg nach außen und hinten um den Darm herum, um genau wie früher geradlinig in halber Körperhöhe das sechste und siebente Abdominalsegment zu durchsetzen. Es ist sein Verlauf auf Querschnittserien nicht immer leicht zu verfolgen. Gewöhnlich hat er im Querschnitt die Größe eines Blutkörperchens, von dem er sich jedoch durch sein histologisches Bild unterscheidet. Wenn er durch irgendwelche Organe, die ihm in den Weg treten, Malpighische Gefäße oder Tracheenäste zum Ausweichen gezwungen wird, kann sich sein Kaliber zu einem feinen Plasmafädchen verringern ohne eine Spur der sonst so charakteristischen Struktur. Über die histologischen Eigenschaften des Genitalstranges Aufschluß zu geben ist eine Stelle geeignet, an welcher er seine geradlinige Richtung verläßt, um einen Tracheenast als Stützpunkt benutzend zur Ventralseite umzubiegen. Es entstammt der hier in Text und Figur wiedergegebene Fall zwar einem Weibchen; es gilt jedoch durchaus das gleiche fürs Männchen.

Im achten Abdominalsegment erfährt der Genitalstrang eine bereits von Herold für *Pieris* und von Verson für *Bombyx* beschriebene




Textfig. III.



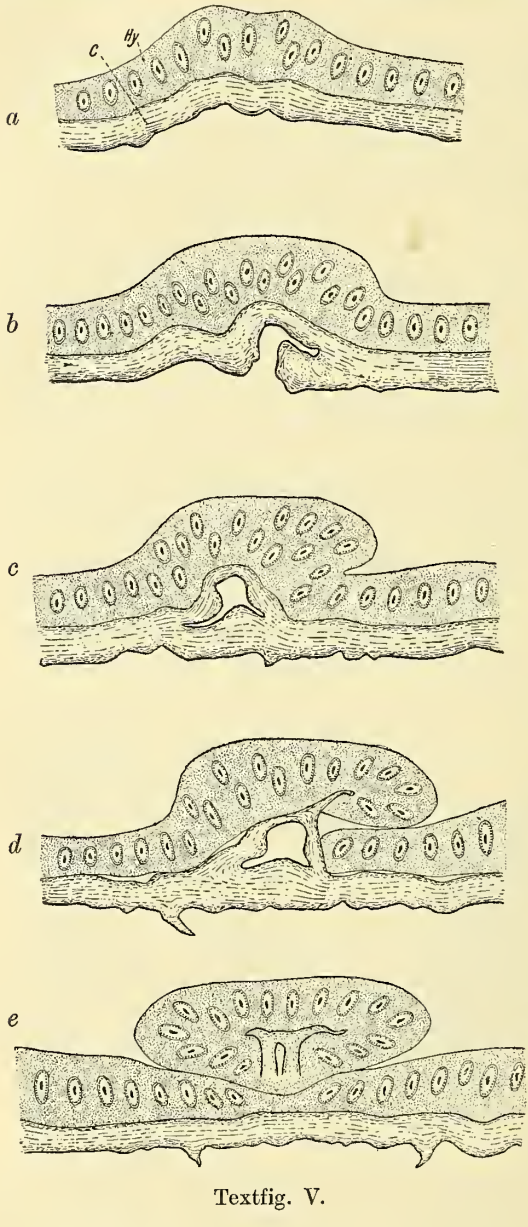
Textfig. IV.

Krümmung, indem er sich um einen dorsalen Tracheenast dieses Segmentes nach unten und hinten herumschwingt. Anfangs die Trachee zweifellos nur locker umfassend, wird der Strang mit zunehmendem Wachstum der Trachee, das eine Vergrößerung des von ihr beschriebenen

Bogens zur Folge hat, straff gespannt. Infolge dieser Spannung schneidet er tief in die Tracheenmatrix, gelegentlich bis zur Berührung mit der Intima ein. Textfig. III zeigt den Tracheenast im Längsschnitt und den ihn umspannenden Strang. Auch histologisch ändert er sich infolge dieser Dehnung. Das Plasma ist noch dichter und dunkler wie gewöhnlich, und das Kaliber des Stranges sinkt infolge der Zerrung auf $^1/_2$ bis $^1/_3$ des Normalen. Ferner ist der Strang auf die Länge der Kurve kernfrei: während sonst Schnitt für Schnitt zwei bis drei Kerne auftreten, ist an der Kurve fünf bis sechs Schnitte hindurch kein Kern zu sehen. Es ist das nur so zu erklären, daß der durch die Zerrung des Stranges verursachte Transversaldruck die Kerne herausgepreßt hat; daher auch der Kernreichtum zu beiden Seiten des gedehnten Stückes. Es spricht das für die histologische Unabhängigkeit der Kerne von dem sie umgebenden Plasma, d. h. für den syncytialen Charakter des Genitalstranges. Textfig. IV zeigt den Gang unmittelbar hinter der Krümmung; links das vordere, eben um die Trachee gewundene, rechts das hintere, zur ventralen Mittellinie sich wendende Ende.

Am hinteren Ende gewinnen die Hodenstränge Anschluß an die Anlage des ectodermalen Teiles des Ausführungsapparates, das Heroldsche Organ. Es weist dem beschriebenen jüngsten Stadium gegenüber einige Veränderungen auf. Hervorgegangen ist es aus einer ectodermalen Hauteinstülpung in der Intersegmentalfalte des achten und neunten Abdominalsegmentes. Diese Hauttasche liegt wie früher, nach vorn übergekippt, der ventralen Wandung des achten Abdominalsegmentes auf, vom Darm bzw. dessen Ringmuskulatur unmittelbar überlagert. In gleicher Weise beschreibt Verson das Organ für das entsprechende Altersstadium von *Bombyx*. Fig. 8 gibt einen Querschnitt durch die ventrale Wand des achten Abdominalsegmentes mit dem aufliegenden Heroldschen Organ wieder und zwar in Höhe des Ansatzes der Gangenden. Die Wandung des Heroldschen Organes besteht als Derivat des Ectoderms aus einem einschichtigen Epithel. Das spaltförmige Lumen ist, vielleicht bei der Konservierung, zusammengefallen, die beiden Wände berühren sich. Durch eine kleine runde oder spaltförmige Öffnung kommuniziert das Lumen mit der Außenwelt (Textfig. V *b*). Eine Beteiligung der Cuticula an der Hypodermiseinstülpung konnte Verson bei *Bombyx* auf diesem Stadium nicht wahrnehmen. Er hält eine solche infolge des geringen Durchmessers der Öffnung für ganz unmöglich; es soll vielmehr die chitinisierte Cuticula ganz flach über die Mündung hinwegsetzen, ohne sich irgendwie in dieselbe einzusenken, was auch um so schwerer stattfinden

könnte, als die Haupttasche von vorn nach hinten stark abgeplattet erscheint und ihre parallelen Wände sich fast bis zur Berührung nahe kommen. Erst auf einem erheblich älteren Stadium, nach der vierten Häutung, also in der fünften Larvenperiode »klafft die Übergangsöffnung vom Heroldschen Organ zum äußeren Integument so breit, daß die Cuticula des Integuments sich ohne Unterbrechung in dieselbe einsenkt und eine membranöse Auskleidung ihrer inneren Wände abgibt«. Bei *Pieris* ist schon erheblich früher, auf dem zweiten Larvenstadium, eine solche Beteiligung der Cuticula an der Hypodermiseinstülpung des Heroldschen Organes zu beobachten. Textfig. V *a—e* stellt fünf Querschnitte durch das Heroldsche Organ eines *Pieris*-Räupchens, von hinten nach vorn, d. h. von der Mündung zum blinden erweiterten Grunde fortschreitend, dar. Die starke Cuticula weist eine Öffnung auf, der Mündung der Heroldschen Tasche entsprechend. Diese Öffnung führt in eine Art Chitindüte, deren Wandung der Wandung des Heroldschen Organes anliegt. Das Lumen dieser Chitindüte endet im Grunde des Heroldschen



Textfig. V.

Organes, sich allmählich verengernd, blind. Ihre Wandung ist in diesem besonderen Falle an der Spitze abgeflacht und in zwei flügelartige Chitinzipfel ausgezogen. Bei der Häutung sieht man diese chitinöse Auskleidung aus dem HEROLDschen Organe herausgezogen und im Zusammenhang mit der Cuticula abgeworfen werden.

Die sich an das HEROLDsche Organ anlegenden hinteren Enden der Ausführungsgänge zeigen die von VERSON für *Bombyx* beschriebene Ausbildung (Fig. 8). Der sonst syncytiale Strang schwillt beiderseits zu einer kolbigen Verdickung mit centralem Lumen an, der hinteren Terminalampulle WHEELERS, VERSONS und andrer Autoren. Die Wandung der Ampulle — in Fig. 8 ist nur die rechte annähernd median geschnitten — bildet ein typisches einschichtiges Epithel. Gegen den Gang zu verliert sich das Lumen allmählich. Die Verbindung zwischen Terminalampullen und HEROLDschem Organ bildet eine plasmatische Masse, die die Terminalampulle seitlich an das HEROLDsche Organ anzukitten scheint. VERSON hat dieser Verbindung besondere Aufmerksamkeit geschenkt. Die ursprünglich bestehende direkte Berührung zwischen Endkolben und Ectodermalzellen soll späterhin, d. h. schon zur Zeit der zweiten Larvenperiode, dadurch aufgehoben werden, daß sich von dem konvexen Ende der Terminalampulle durch eine Art Delamination Zellmaterial abspaltet und eine Art Zwischengewebe bildet, das sich zwischen Endkolben und HEROLDschem Organ einschiebt und beide verbindet. Ein solch verbindendes Material war auch bei *Pieris* zu sehen, wie Fig. 8 zeigt; daß es aber zelliger Natur sei, konnte nicht beobachtet werden. Kerne fehlten stets; und auch an Masse war es zu geringfügig, um die Bezeichnung eines besonderen Zwischengewebes zu rechtfertigen. Es machte vielmehr den Eindruck einer von der Ampullenwandung ausgeschiedenen Kittsubstanz.

Der Inhalt der Hodenfollikel bietet auf dem Stadium der zweiten Larvenperiode folgendes Bild. Fig. 7, einen Querschnitt durch die Mitte des dritten Follikels darstellend, soll zu seinem Verständnis dienen. Das Follikellumen ist dicht erfüllt von Zellen, den Spermatogonien. Diese Zellen sind gruppenweise zu Zellenballen vereinigt. Es stellt diese Anordnung nicht, wie es auf den ersten Blick erscheinen könnte, eine künstliche Zerklüftung des Zellinhaltes des Follikels dar, sondern sie ist der Ausdruck tieferer genetischer und physiologischer Beziehungen, der bereits vollzogenen Cystenbildung. Denn es teilen sich die Glieder einer solchen Zellengruppe sämtlich zu gleicher Zeit und in gleichem Tempo; ihre Kerne zeigen sämtlich die gleiche Chromatinverteilung. Anordnung des Chromatins in einem peripheren wand-

ständigen Belag und Besitz eines centralen Nucleolus bezeichnet das Ruhestadium der Spermatogonienkerne; andre zeigen das Chromatin von der Wandung zurückgezogen und um den Nucleolus konzentriert; andre besitzen einen zu einem exzentrisch gelegenen Knäuel aufgewundenen zusammenhängenden Chromatinfaden. Es stellen diese Bilder Spermatogonienkerne auf verschiedenen Stadien der Vorbereitung zur Teilung dar, und zwar zur ersten Spermatocyten- oder Reifeteilung. Die zuletzt erwähnte Chromatinanordnung: Konzentration des Chromatins zu einem exzentrisch gelegenen Chromatinfadenknäuel ist als der Synapsisknäuel zu deuten (Fig. 7 links). Es folgt nämlich der Zusammenballung des Chromatins in der angegebenen Weise eine Lockerung unter gleichzeitiger beträchtlicher Größenzunahme der Zelle, ein Vorgang, der als die Wachstumsperiode bezeichnet wird und der ersten Reifeteilung vorausgeht.

Eine jede dieser Zellengruppen sehen wir umgeben von einer dünnen zelligen Hülle, der Cystenhülle, in welche Kerne andrer Struktur, die Cystenhüllkerne, eingebettet sind. Besonders deutlich fallen sie auf, wenn sich die Zellen einer Cyste in Teilung befinden; es pflegen dann allemal peripher einige Kerne aufzufallen, die die Teilung nicht mitmachen, eben die Cystenhüllkerne. Die Gesamtheit der im Querschnitt sichtbaren Spermatocysten läßt in der Richtung von der Ansatzstelle des Ausführungsganges zur gegenüberliegenden Follikelwandung einen deutlichen Entwicklungsabfall unter den Spermatocysten erkennen. Die dem Ausführungsgang benachbarten Cysten zeigen die größte Zahl von Spermatogonien, und ihre Kerne erweisen sich am weitesten fortgeschritten in der Vorbereitung zur ersten Reifeteilung. Nach der gegenüberliegenden Wandung zu nehmen die Cysten an Umfang ab, die Zahl der sie zusammensetzenden Zellen wird kleiner und ihre Kerne nähern sich dem Ruhestadium, als das wir die Anordnung des Chromatins in einem Kranz wandständiger Körnchen und einem centralen Nucleolus anzusehen haben (Fig. 7 rechts und oben).

Dem Ausführungsgange gegenüber, der Hodenwandung unmittelbar anliegend, ordnet sich der Inhalt zu einem für Lepidopterenhoden charakteristischen Bilde (Fig. 7): es liegt hier die Versonsche oder Apicalzelle mit dem sie umgebenden Kranze noch isolierter Spermatogonien. Es hat das Gebilde zuletzt von Grünberg eine eingehende Behandlung erfahren, sodaß ihre Besprechung kurz gefaßt werden kann. Ein großer Kern, dessen Chromatin Neigung zu zentraler Konzentration zeigt, liegt inmitten eines großen hellen Plasmahofes (Fig. 7 *Az*).

Es sitzt dieser Plasmahof einer nach innen verdickten Stelle der Hülle auf. Dieses Gebilde wird umlagert von einem dichten Kranze von Spermatogonien, deren Kerne sämtlich die für ruhende Spermatogonien charakteristische Struktur zeigen und deren Plasmaleib — deutliche Zellgrenzen waren meist zu beobachten — zu einem auf den Kern der Apicalzelle gerichteten Plasmaschweif oder -kegel (Fig. 7 *Ps*) ausgezogen ist und mit seiner Spitze in deren Plasmaleib eindringt. Diesen sehen wir erfüllt von kleineren und größeren dunklen Körnchen und Kügelchen, die auch in den Plasmakegel der Spermatogonien eindringen und an dessen Basis, dem Spermatogonienkern unmittelbar aufliegend, sich in größerer Menge ansammeln können. Nach Grünbergs eingehenden Untersuchungen stellt dies ganze Gebilde einen Ernährungsmechanismus dar. Und zwar soll die ernährende Tätigkeit der Apicalzelle eine doppelte sein: sie soll als Produkt ihres Stoffwechsels Nahrungssubstanzen direkt produzieren, also sezernierend tätig sein und anderseits Spermatogonien auflösen und zu Nährmaterial verarbeiten, also assimilatorisch wirken. Die letzte Ansicht stützt sich auf die Anwesenheit degenerierender Spermatogonien im Bereich der Apicalzelle. In dem in Fig. 7 dargestellten Querschnitt sind solche zufällig nicht zu sehen; sie gelangten aber sonst oft zur Beobachtung.

Die in unmittelbarer Nachbarschaft der Apicalzelle gelegenen Zellen sind als die jüngsten Spermatogonien anzusehen. Von hier aus als Centrum nimmt die Spermatocystenbildung ihren Ursprung, indem sich eine Urkeimzelle mit einer andern vereinigt, von denen dann die eine als Cystenzelle fungiert, die andre zur Stammzelle der folgenden, die Cyste füllenden Spermatogoniengenerationen wird. Daß Cystenzellen und Spermatogonien genetisch gleichwertig sind, daß beide Differenzierungen der Keimzellen nach zwei verschiedenen Richtungen darstellen, darüber sind sich die Autoren mit einziger Ausnahme Spichardts einig. Es haben sich mit der Cystenbildung bei Arthropoden in erster Linie beschäftigt v. la Valette St. George, Gilson, De Bruyne und Grünberg. Daß Cystenzellen und Keimzellen ursprünglich ein gleichartiges, undifferenziertes Zellenmaterial darstellen, ist zweifellos. Während später beide Zellenarten histologisch sich weit voneinander entfernen — die Cystenkerne werden heller und zeigen vereinzelte Chromatinkörnchen in diffuser Lagerung (Fig. 7 *Cyh*) — sind sie innerhalb der Sphäre der Apicalzelle ununterscheidbar. Es müßten andernfalls bereits hier zwei differente Arten von Kernen in ungefähr gleichen Mengenverhältnissen zu beobachten sein. Welcher Faktor darüber entscheidet, ob eine Keimzelle aus der Umgebung der

Apicalzelle zur Cystenhüllzelle oder zur Spermatogonie wird, darüber liegen keine sicher begründeten Angaben vor. Es ist vermutet worden, daß es verschieden reichliche Ernährung seitens der Apicalzelle ist, die die Entscheidung fällt. Dieser Vermutung mich anzuschließen, veranlaßt mich das in Fig. 7 abgebildete Präparat. Es stellt einen selten günstigen Fall dar, wie er mir in gleich wünschenswerter Weise kein zweites Mal zu Gesicht gekommen ist. Trotzdem glaube ich ihn zum Beweise nehmen zu dürfen für die im folgenden geschilderte Auffassung. Es fällt in Fig. 7 die Regelmäßigkeit auf, mit welcher sich die Keimzellen in doppelter Lage um die Apicalzelle gruppieren. Die Zellen des inneren Kranzes stehen durch ihre zu den erwähnten Plasmakegeln ausgezogenen Zellleiber in direkter Verbindung mit der Apicalzelle, und kleine Körnchen sehen wir diese Plasmastraße benutzen, um in die Keimzellen zu gelangen, nächst deren Kernen sie sich anhäufen. Von den Zellen der hinteren Lage bringt es keine einzige zu einer direkten plasmatischen Verbindung mit der Apicalzelle, weshalb sie als schlechter ernährt anzusehen sind, wie die Zellen des inneren Kranzes. Wie die Zellen paarweise, je eine besser ernährte und eine schlechter ernährte, hintereinander liegen, scheinen sie eine engere Beziehung eingehen zu wollen. Rechts von der Mitte tritt ein solches Zellpaar aus dem Kranze aus, die Nachbarn schließen die Lücke durch Zusammenneigen. Die beiden Kerne zeigen einen deutlichen Unterschied: der eine, zweifellos der der Apicalzelle benachbarte, ist chromatinreicher, sein Partner chromatinärmer; das Zellpaar ist wahrscheinlich im Begriffe, eine junge Cyste zu bilden, wie sie links davon in etwas fortgeschrittenerem Zustande zu sehen ist. Solche Unterschiede im Chromatingehalt der hintereinander liegenden Zellen sind öfter zu beobachten, z. B. ganz links in dem Zellkranz, wo ein zweites Paar zur Cystenbildung reif zu sein scheint. Und zwar ist allemal der innere, besser ernährte Kern der chromatinreichere — wie der Spermatogonienkern — der äußere schlechter ernährte der chromatinärmere — wie der Cystenhüllkern. Es scheint also der Grad der Ernährung über das Schicksal der Urkeimzellen zu entscheiden: nur die in unmittelbarer Nachbarschaft der Apicalzelle besser ernährten dürften zu Spermatogonien werden; die übrigen, mangelhaft ernährten dagegen zu Cystenhüllzellen.

Wir gehen zur Beschreibung des Genitalorgans des weiblichen Räupchens der zweiten Larvenperiode über. Fig. 9 gibt einen Längsschnitt durch die Anlage der zweiten Eiröhre wieder, wie Querschnitte durch das Genitalsegment ihn zeigen. Die Vergrößerung ist dieselbe wie in Fig. 7, so daß ein Vergleich der Fig. 7 und 9 in jeder Beziehung

ein gutes Bild von dem Unterschiede der Geschlechter auf diesem Stadium gibt. Es stellt das Ovarium ein abgeflachtes, etwa sektorförmiges Gebilde dar, das durch drei flache, zur Ansatzstelle des Ausführungsganges hin konvergierende Furchen äußerlich in vier Abschnitte gegliedert wird. Wie beim Hoden entspricht dem eine innere Gliederung: drei Septen trennen vier kurze schlauchförmige Hohlräume, die Anlagen der Eiröhren.

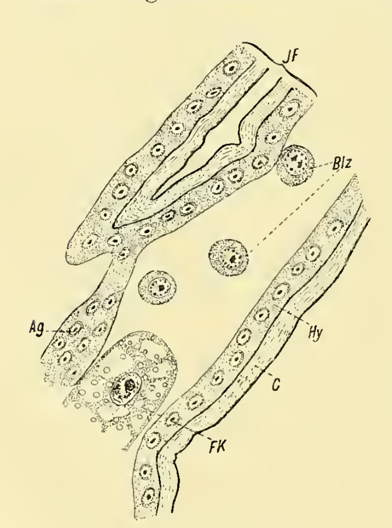
Die Wandung der Ovarialanlage gleicht nach Zahl und Charakter der Hüllen völlig der des Hodens. Eine äußere bindegewebige Hülle (Fig. 9 *H*) besteht aus einer meist einfachen Schicht Zellen mit vacuolenreichem Plasma und ovalen Kernen. Auf ihrer inneren Oberfläche weist die Hülle einen besonders starken, lichtbrechenden Kontur auf, den Ausdruck der Tunica propria. Die die Eiröhren trennenden Septen konvergieren zum Ausführungsgange hin. Auch in Fig. 9 ist die Orientierung des Organs im Raupenkörper eingetragen. Es bilden die beiden Ovarialanlagen einen stumpfen Winkel, dessen Scheitel zum Rückengefäß hingewandt ist.

Die Kommunikation zwischen Genitaldrüse und Gang weicht erheblich von der beim Männchen ab. Es verbreitert sich der drehrunde Gang am vorderen Ende (Fig. 9 *Ag*); dieses verbreiterte Ende wird von den hineinschneidenden Septen in vier Zellpfropfen zerlegt, welche ihrerseits in die Eiröhrenanlagen hineinragen und deren Verschluß bewirken. Es reichen diese Zellpfropfen, wie Fig. 9 zeigt, ziemlich tief in die Eiröhrenanlagen hinein. Die sie zusammensetzenden Zellen sehen aus wie gestaut, indem sie scheibenförmig übereinandergelagert und teilweise durch dünne strukturlose Lamellen, Derivate der den Ausführungsgang äußerlich überziehenden Hüllmembran, getrennt sind, wodurch im ganzen der Eindruck eines geschichteten Zellpfropfes hervorgerufen wird. Die bindegewebige Hülle der Eiröhre keilt um den Gang herum frei aus.

Das infolge des Hineinragens des Gangendes eingeengte Lumen der Eiröhrenanlagen füllt die Masse der Oogonien aus (Fig. 9 *Og*). Es sind große, wenn isoliert liegend, abgerundete Zellen mit großem hellem Kern von ganz ähnlicher Struktur wie die Spermatogonien. Teilungsstadien der Oogonien sind nur selten wahrzunehmen, es scheint ihre Vermehrung recht langsam vor sich zu gehen. Am hinteren Ende der Eiröhre sehen wir mehrere Oogonien in Degeneration: in der einen hat sich Chromatin peripher in einem Kranze kleiner Körnchen ausgebreitet; eine andre zeigt es zu einem centralen Klumpen konzentriert (Fig. 9 *Og'*). Daneben finden sich Reste schon zerfallener Oogonien.

Die Ursache dieser Erscheinung ist dieselbe wie beim Hoden: es handelt sich um Oogonien, die unter dem Einfluß der Apicalzelle einer Auflösung unterliegen, um als Nährmaterial für die übrigen Oogonien Verwendung zu finden. Analog den Verhältnissen im Hoden findet sich im blinden Ende einer jeden Eiröhre die Apicalzelle in Gestalt einer Zelle mit großem, unregelmäßig konturiertem Plasmaleib. Es fehlt dagegen jenes für den Hoden so charakteristische Bild einer dichten Umlagerung der Apicalzelle durch die Keimzellen, deren Plasmaleiber, zu Kegeln ausgezogen, radiär auf die Apicalzelle zu gerichtet sind. Grünberg hält die Apicalzelle des Ovariums für funktionslos. Dafür spricht die Gleichgültigkeit der Oogonien der Apicalzelle gegenüber, zu der in Beziehung zu treten sie sich in keiner Weise bemühen; wenn man das Fehlen der Plasmaschweife so auffassen will. Daß sie aber trotzdem assimilierend und damit ernährend tätig ist, geht aus der Anwesenheit zerfallener Oogonien in ihrer unmittelbaren Umgebung hervor (Fig. 9 *Og'*). Das Fehlen jenes Gedränges um die Apicalzelle, wie es im Hoden stattfindet, scheint in der geringeren Zahl der Keimzellen eine ausreichende Erklärung zu finden.

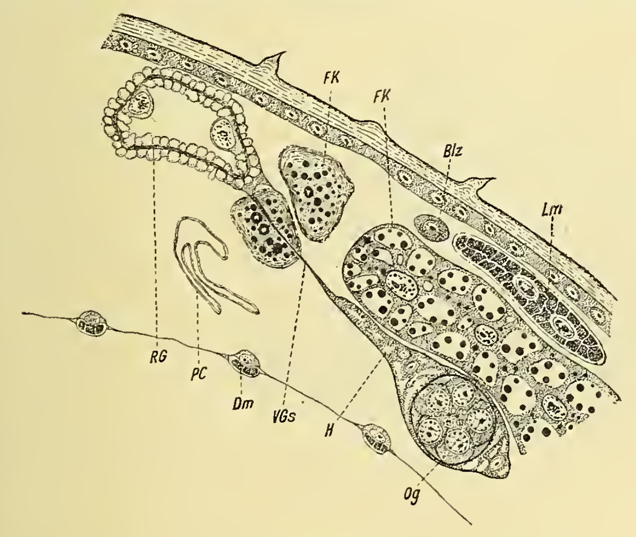
Der Ausführungsgang zeigt in Struktur und Verlauf völlige Übereinstimmung mit dem des Männchens. Meist etwas stärker im Querschnitt wie dort, durchsetzt er in halber Körperhöhe das sechste und siebente Abdominalsegment, um sich in der beim Männchen geschilderten Weise um einen dorsalen Tracheenast des achten Stigmas (im siebenten Abdominalsegment gelegen) herumzuschwingen und zur ventralen Mittellinie sich hinzuwenden. Hier gewinnt er Anschluß an die Hypodermis der Intersegmentalfalte zwischen siebentem und achtem Abdominalsegment. Textfig. VI gibt die Ansatzstelle im Schnitt wieder. Es ist ein Stück der ventralen Bauchwand und die Intersegmentalfalte *IF* angeschnitten. Von links tritt das Ende des soliden Gangstranges heran, um sich ununterbrochen in die Hypodermis der Intersegmentalfalte fortzusetzen. Eine Grenze zwischen dem mesodermalen Gang und der ectodermalen Hypodermis



Textfig. VI.

war nicht zu beobachten. In gleicher Weise beschreibt Verson Verlauf und Endigung des Ovarialausführungsganges bei *Bombyx*. Etwas den Terminalampullen des männlichen Geschlechts Vergleichbares wird beim Weibchen vermißt.

An der Suspension der Genitalorgane in der Leibeshöhle beteiligen sich Tracheensystem, Fettkörpergewebe und Rückengefäß. Die Bedeutung der letztgenannten Verbindung ist vielfach diskutiert, und es sind eine ganze Reihe von Ansichten geäußert, die Brandt einer zusammenfassenden kritischen Darstellung unterzieht. Veranlassung zu diesem Meinungsstreit gab eine Behauptung J. Müllers, der in den verbindenden Gewebssträngen Blutgefäße sehen wollte und einen



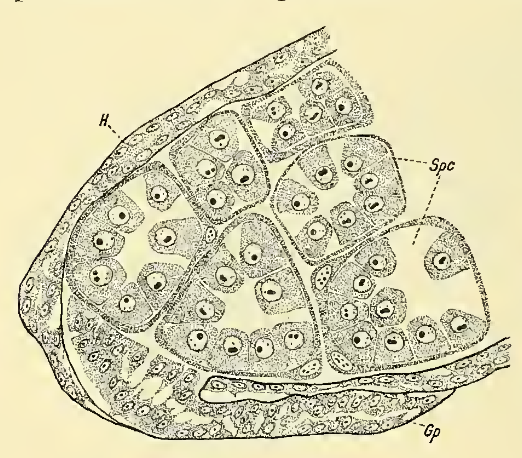
Textfig. VII.

direkten Übertritt von Blut in die Geschlechtsorgane annahm. Wir wissen längst, daß hiervon keine Rede sein kann, daß es sich vielmehr um solide Gewebsfasern handelt, die die Suspension der Genitalorgane unterstützen. Da auf einem der Querschnitte die Art der Verbindung des peripheren Randes der bindegewebigen Hülle mit dem Dorsalgefäß gut zur Anschauung kam, ist sie in Textfig. VII wiedergegeben.

Die weitere Entwicklung des larvalen Hodens.

Während der dritten und vierten Larvenperiode erfährt der Hoden nur geringfügige Veränderungen. Sie bestehen ausschließlich in der weiteren Ausgestaltung der schon während der zweiten Larven-

periode vorhandenen morphologischen und histologischen Eigentümlichkeiten. Bei entsprechender Größenzunahme wird die Zweischichtigkeit der Wandung deutlicher; innerhalb der Gangplatte, die nach Lage und Gestalt die gleiche geblieben ist, beginnen sich die Zellen zu einer doppelten Schicht anzuordnen, der ersten Andeutung des sich bildenden Lumens. Auch im Ausführungsgang ordnen sich die Zellen peripher an, die Folge ist die Entstehung eines centralen Kanales. All diese Prozesse erreichen erst auf dem fünften letzten Larvenstadium einen gewissen Abschluß, weshalb sie hier nur kurz Erwähnung finden. Im Inneren beginnt im vorderen reifsten Teil der Follikel die eigentliche Spermiogenese, die Umbildung der Spermatiden zu den Spermatozoen. In Fig. 10 ist ein Querschnitt durch einen Hoden dieser Periode an der Grenze zweier Follikel wiedergegeben, in Textfig. VIII ein Teil eines solchen median durch einen Follikel, beide demselben Objekte entnommen. Die ausführliche Wiedergabe dieser Schnitte verfolgt, neben der Darstellung der Gangplatte, einen besonderen Zweck. Es entstammt dieser Hoden einer Raupe, die stark mit Microgasterlarven infiziert war. Eine solche Infektion bedeutet eine beträchtliche Entwicklungshemmung für alle inneren Organe, besonders für die Geschlechtsorgane. Bekanntlich bringt es keine mit Microgaster infizierte Raupe zur Puppe; die erwachsenen Parasitenlarven brechen durch die Körperwand der Raupe hindurch, und das bedeutet ihren Tod. Infolge des durch die schmarotzenden Parasitenlarven bedingten Nahrungsmangels nähern sich die Spermatocysten einem vorzeitigen Ruhe- und Endstadium ihrer Entwicklung, das die meisten schon erreicht haben; ein Stadium, charakterisiert durch die Konzentration des Chromatins in einer oder zwei Chromatinkugeln in dem sonst völlig klaren, runden Kern. Als Beispiel eines zweifellos durch Nahrungsmangel erzwungenen Ruhestadiums schien mir dieser Fall nicht ohne Interesse, womit seine Wiedergabe



Textfig. VIII.

gerechtfertigt sei. Vielleicht wäre ein Studium der Genitalorganentwicklung unter dem Einfluß der Infektion an sich keine undankbare Aufgabe. (Die abgeflachte Gestalt des Hodens ist als hervorgerufen durch Schrumpfung bei der Konservierung, ermöglicht durch die weniger pralle Füllung der Follikel, anzusehen.)

Das fünfte Larvenstadium stellt die vollerwachsene Raupe dar. Bei ihr stellt der Hoden jederseits ein intensiv rotviolett gefärbtes, im Längsschnitt (Textfig. IX) nierenförmiges, im Querschnitt (Textfig. X, XI) walzenrundes Körperchen dar. Auch hier ist die Vierfächerigkeit in Gestalt dreier Querfurchen äußerlich sichtbar. (Siehe Herold Taf. V, Fig. 11). Die einleitend beschriebene Art der Präparation — Eröffnung der Raupe in der ventralen Mittellinie und Abheben des Darmes — bringt die Hoden in situ zur Anschauung. Sie liegen, einander bis zur Berührung genähert, unmittelbar unter dem Rückengefäß. Schon das lebende Objekt läßt die Doppelschichtigkeit der Wandung erkennen. Eine äußere, dickere, glasig durchscheinende Hülle umgibt den Hoden glatt und folgt den Unebenheiten seiner Oberfläche, den follikeltrennenden Furchen, nur unvollkommen. An den beiden Enden ist sie häufig zu einem zapfenförmigen Fortsatz ausgezogen. Darunter liegt eine innere Hülle, der Träger der violetten Färbung. Die äußere Hülle bilden, wie das Schnittpräparat (Fig. 11, Textfig. 12) zeigt, große, unregelmäßig begrenzte, typische Zellen, die sich zu einer dichten Hülle von zwei bis drei Zelllagen Dicke zusammenfügen. Die innere Hülle, etwas schwächer wie die äußere, besteht aus ähnlich gestalteten Zellen. Nach der Berührungsfläche beider Hüllen hin flachen sich ihre Zellen tangential ab. Die Zellen der inneren Hülle sind mehr oder weniger isoliert (Fig. 11 *Hi*), sie stehen nur durch Plasmabrücken in Verbindung, so daß ein System feiner kommunizierender Spalträume die innere Hülle durchsetzt. Ihr auffälligster Charakter aber ist ihre im Leben tiefrot violette, im Präparate (nach Konservierung in Hermannscher Lösung) gelbbraune Färbung, die von einer dichten Erfüllung ihrer Zellen mit kleinen Pigmentkörnchen herrührt. Daneben finden sich in reichlicher Menge Fetttröpfchen, kenntlich an der durch die Osmiumsäure hervorgerufenen Schwarzfärbung. All das zeigt Fig. 11, ein Stück eines Querschnittes durch die Hülle darstellend.

Welches ist nun die Bedeutung dieser eigenartigen Ausgestaltung der Hodenwandung? Wir sind gewohnt, Fett als Reservestoff anzusehen. Die innere Hülle scheint also reservestoffhaltig zu sein. Das klingt etwas unwahrscheinlich; denn es ist nicht ohne weiteres einzu-

sehen, woher die innere Hülle diese Reservestoffe bezieht. Grenzt sie doch nach innen an die Masse der sich lebhaft entwickelnden und zweifellos stark nahrungsbedürftigen Keimzellen, und von außen her ist sie von der dichten äußeren Hülle umgeben. Es findet diese Schwierigkeit in folgender Beobachtung (Fig. 11) ihre Lösung. Von den flachen Zellen an der Grenze beider Hüllen sieht man hier und da in mäßigem Abstande eine sich erheben, in Gestalt eines Zapfens durch die Hülle bis zur Außenfläche sich fortsetzen und hier sich pilzschirmartig ausbreiten (Fig. 11 *Stz*). Bei nicht zu stark tingierten Schnitten fallen diese Zellen — sie sollen Stielzellen oder Verbindungszellen heißen — durch ihr dunkleres Plasma sofort auf. Es kann kaum zweifelhaft sein, daß diese Zellen die Aufgabe haben, die innere Hülle mit der Oberfläche in Berührung zu bringen, und daß sie dem Nahrungstransport zur inneren Hülle hin dienen. Fig. 12 zeigt die gleiche Erscheinung für ein jüngeres Stadium (3. Larvenperiode) und eine andre Form (*Vanessa io*). Es bietet diese Beobachtung eine ungezwungene Erklärung der Möglichkeit einer Ablagerung von Reservestoffen in der inneren Hülle. Es bliebe nur die Frage zu erörtern, welchem Zweck dieser Vorgang dient. Da liegt nun die Vermutung nahe, daß es sich um eine Ansammlung von Nährmaterial handelt, das nicht von der inneren Hülle selbst verbraucht wird, sondern an die Keimzellmasse weitergegeben wird; mit andern Worten: um eine Beteiligung der inneren Hülle an der Ernährung der Keimzellen.

Eine solch ernährende Funktion der Hodenhüllen wurde schon von Grünberg aus verschiedenen Gründen angenommen. Er konnte beobachten, daß die Apicalzelle einer verdickten Stelle der Wandung aufsitzt, eine Tatsache, die auch meine Präparate (Fig. 7) zeigen. Er deutet diese Beobachtung so, daß es für die Apicalzelle von Bedeutung ist, bei ihrem Vordringen in das Follikellumen mit der Hülle in Verbindung zu bleiben . Es soll sich die Hülle indirekt, durch Vermittlung der Apicalzelle, an der Ernährung der Keimzellen beteiligen, indem sie aktiv oder passiv Nährsubstanzen in flüssiger Form an die Apicalzelle abgibt, die sie weiterhin den Keimzellen zugute kommen läßt. Dieser Auffassung steht ungünstig gegenüber die von Grünberg ebenfalls beobachtete Tatsache, daß jene Einstülpung der Hülle, die die Verbindung mit der ins Follikellumen vorrückenden Apicalzelle herstellt, sehr bald wieder schwindet, und zwar offenbar längst ehe die Apicalzelle den Höhepunkt ihrer Tätigkeit erreicht hat. Diente jene Verbindung der Nahrungszufuhr, so müßte sie doch gerade dann vorhanden sein, wenn die Apicalzelle am intensivsten ernährend tätig ist,

im letzten Larvenstadium. Aus ihrem frühzeitigen Schwinden aber scheint hervorzugehen, daß sie nur den Zweck hat, die Apicalzelle ins Follikellumen hineinzuschieben. Es ist auch garnicht einzusehen, welche Kraft die Apicalzelle befähigen sollte, entgegen dem Gedränge der sie umlagernden Keimzellen ins Innere vorzudringen. Ist das erreicht, kann die Apicalzelle allseitig von den Spermatogonien in Angriff genommen werden, so schwindet jene Einstülpung der Hülle wieder.

Demgegenüber spricht für eine selbständige und überall gleichmäßige ernährende Tätigkeit der inneren Hülle folgendes: Von einer das Follikellumen füllenden Grundsubstanz ist anfangs (Fig. 7) nur wenig zu sehen; die Cysten liegen dicht gedrängt und lassen nur wenig Zwischenraum frei. Später nimmt diese Grundmasse erheblich zu, so daß namentlich die älteren Cysten frei und isoliert darin zu schwimmen scheinen. In diesen älteren Cysten gehen umständliche Entwicklungsprozesse, vor allem die eigentliche Spermiogenese, vor sich. Es ist nicht anzunehmen, daß die Keimzellen während dieser ganzen Zeit nicht mehr nahrungsbedürftig sein sollten, zumal die Grundsubstanz während der Weiterentwicklung bis zum Imaginalstadium an Menge wieder erheblich abnimmt. Nahrung können sie aber nur beziehen aus dem sie umgebenden Medium. Das spricht dafür, daß die Grundsubstanz im wesentlichen aus Nahrungsstoffen in flüssiger Form besteht, ausgeschieden von der inneren Hülle. Unterstützt wird diese Auffassung durch die gelegentliche Beobachtung eines Saumes feiner Tröpfchen, der die Innenseite der Hülle begleitet und der die Grundsubstanz im Moment der Secretion darstellt.

Mit der Annahme einer ernährenden Funktion der inneren Hülle vertragen sich durchaus ihre übrigen Eigentümlichkeiten und ihr weiteres Schicksal. Die Kerne der sie bildenden Zellen zeigen eine gleichmäßig diffuse Verteilung ihres Chromatins, wie es oft bei secretorisch tätigen Zellen zu beobachten ist (Fig. 11 *Hi*). Wichtig ist ferner der Schwund der Hüllensubstanz. In der vollerwachsenen Raupe und der jungen Puppe, der Zeit der intensivsten Bildungsvorgänge innerhalb des Hodens, ist die innere Hülle am dicksten. Auf späteren Puppenstadien nimmt sie an Stärke ab; im Hoden der Imago ist sie zu einem unscheinbaren inneren Belag der äußeren Hülle reduziert. Die Septen, Bildungen der inneren Hülle, nehmen ebenfalls Teil an deren Funktion. Von beiden Seiten von Keimzellen belagert, sind sie offenbar besonders stark in Anspruch genommen. Dem entspricht ihr Schicksal: im Hoden der Imago sind sie zu unbedeutenden Gewebe-

resten, die nur von den durchziehenden Tracheen zusammengehalten werden, zusammengeschrumpft.

Zunahme der die Spermatocysten einbettenden Hodengrundsubstanz, für die eine andre Herkunft nicht auszumachen ist, einerseits, Schwund ihrer Substanz verbunden mit dem Auftreten von Zerfallserscheinungen anderseits, sprechen für die ernährende Tätigkeit der inneren Hülle. Von solchen Zerfalls- oder Degenerationserscheinungen in der inneren Hülle spricht auch Grünberg. »Auch bei *Pieris* gehen in der inneren Schicht der Hodenhülle Veränderungen vor, welche degenerativen Charakter tragen. Schon bei halberwachsenen Raupen erscheint das Plasma der betreffenden Hüllenschicht auffallend dunkel gefärbt und ganz von schwarzen Körnern durchsetzt. Bei Puppen und ausgeschlüpften Faltern ist die innere Hüllenschicht in ihrer ganzen Ausdehnung gleichmäßig schwarz gefärbt. Da die äußere Schicht der Hülle immer normal bleibt, so sind die eben beschriebenen Vorgänge auch hier wieder auf eine Abgabe von Material an die Keimelemente zurückzuführen.« Als degenerativen Vorgang deutet Grünberg also auch die bisher nur kurz erwähnte und in ihrer Bedeutung noch gar nicht gewürdigte Pigmentbildung. Daß es sich bei der Erfüllung der Zellen der inneren Hülle »mit schwarzen Körnern« um die Bildung des Pigmentes handelt, das die am frischen Objekt so auffällige Färbung des Hodens bedingt, scheint Grünberg entgangen zu sein. Trotzdem kann er mit der Deutung dieser Körnchenbildung als eines degenerativen Vorganges Recht behalten. Wenn es auch nicht angebracht ist, jede Pigmentbildung a priori als Zeichen von Degeneration zu deuten, so sind doch Fälle genug bekannt, in denen Pigment Hand in Hand mit einem regressiv metamorphosierten Stoffwechsel auftritt. Es sei nur erinnert an die Bildung des Luteins im Corpus luteum; bei Amphibieneiern, die nach erlangter Reife nicht zur Ablage gelangen, soll im Ooplasma nach Ruge Pigment auftreten; oder aber das Pigment kann auch einfach ein Stoffwechselprodukt sein, das die innere Hülle zu exzernieren keine Gelegenheit hat und das daher in Körnchenform im Plasma niedergeschlagen wird. Denn zweifellos besteht die Tätigkeit der inneren Hülle nicht einfach in einer Leitung der den Hoden umspülenden Flüssigkeit zu den Keimzellen hin, sondern sie ist assimilierend tätig. Auch dafür, daß Stoffwechselendprodukte, d. h. Excretionsprodukte an der Bildung lebhafter Farben im Organismus beteiligt sind, lassen sich Beispiele anführen. So ist Hopkins der Nachweis von Harnsäure und deren Derivaten in den weißen und gelben Farben der Pieriden gelungen.

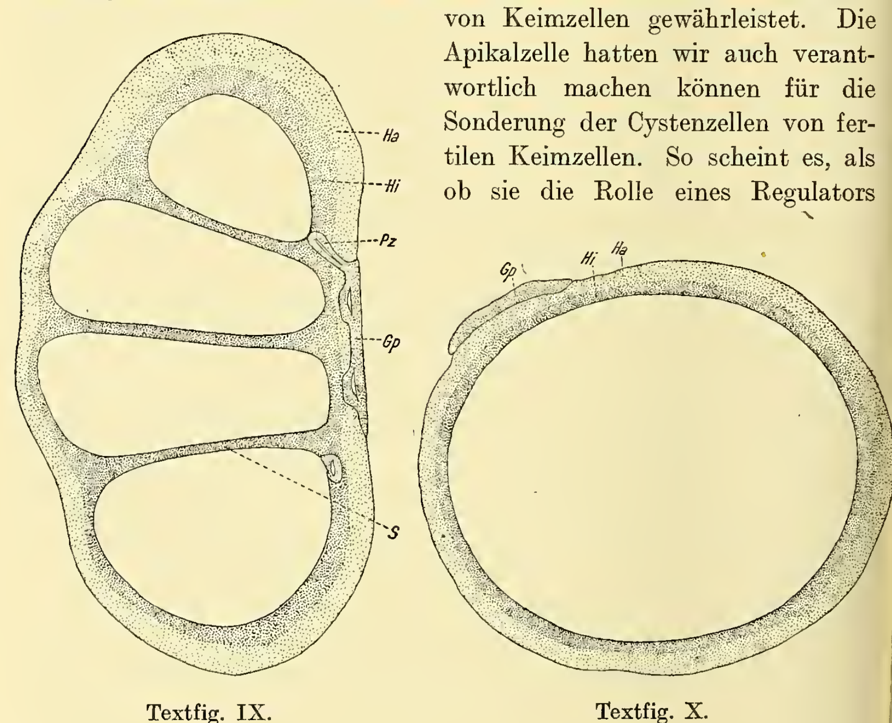
Anderseits ist schwer eine Erklärung zu finden für die Bedeutung der grellen Färbung des Hodens vieler Hexapoden. So ist der von *Pieris* tiefrot violett, von *Vanessa io* braungelb, von *Vanessa polychloros* Zitronengelb, bei *Ocneria dispar* fleischrot; *Decticus verrucivorus* hat einen orangegefärbten, *Locusta viridissima* einen gelbgrünen, *Chrysopa vulgaris* einen hochgelben Hoden.

Zugunsten der gegebenen Erklärung spricht noch folgende Tatsache: bei Raupen, die mit *Microgaster*-Larven infiziert sind, unterbleibt die Färbung und Pigmentbildung des Hodens. Er färbt sich in diesem Falle, ganz abgesehen von der erheblich geringeren Größe, höchstens schwach rosa. Zurückzuführen sind beide Erscheinungen auf die durch die Infektion bedingte Unterernährung des Organs.

Es ist noch ein Blick zu werfen auf die Entstehung der inneren Hülle. Ursprünglich ist die Hodenwandung in ihrer ganzen Dicke gleichförmig (Fig. 7). Später nimmt das Plasma einzelner Zellen auf der Innenseite der Hülle einen dunkleren Ton an. Indem sich mit zunehmender Wandstärke die Zahl dieser Zellen vermehrt, schließen sie zu einer kontinuierlichen Zellschicht zusammen. Damit ist die innere Hülle im Prinzip fertig. Es bedarf dieser einfache Vorgang keiner bildlichen Darstellung.

Es ließe sich die Frage aufwerfen, ob mit der Anerkennung der ernährenden Tätigkeit der inneren Hülle nicht die Funktion der Apicalzelle überflüssig und damit angefochten wird. Das ist durchaus nicht erforderlich. Wir wissen nicht, ob die Apicalzelle nicht irgendwelche besonderen Aufgaben hat im Ernährungsprozeß der Keimzellen. Die Frage wäre zu erörtern, wenn es gelingt, mikrochemischphysiologisch oder mechanisch, durch Entfernung der Apicalzelle, in den Hoden einzudringen. Eins aber wissen wir: die Apicalzelle sorgt für die Entwicklungsdifferenz unter den Keimzellen. Ursprünglich, bei ihrer Anlage sind die Keimzellen gleichaltrig. Im jungen Räupchen bilden Spermatogonien und Oogonien eine gleichförmige Zellenmasse. Schon die zweite Larvenperiode zeigt Unterschiede: während ein Teil der Keimzellen bereits Cysten gebildet hat und das Synapsisstadium durchmacht, befinden sich andre, noch isoliert, in der Umgebung der Apicalzelle, die ihre Tätigkeit bereits aufgenommen hat. In der jungen Puppe ist der Entwicklungsabfall noch eklatanter: von bereits reifen Spermatozoenbündeln in der Nähe des Ausführungsganges besteht durch die Länge des Follikels hindurch eine kontinuierliche Reihenfolge von Entwicklungsstufen bis zu den isolierten Spermatogonien rings um die Apicalzelle, die den Höhepunkt ihrer Tätigkeit erreicht

hat. Der Ausgangspunkt dieser Entwicklungsdifferenzierung ist die Apicalzelle selbst. Da sie offenbar gleichzeitig immer nur einen Teil der vorhandenen Spermatogonien ernähren kann, bekommen diese einen Entwicklungsvorsprung vor ihren Geschwistern, die dann später deren Platz einnehmen. Der Sinn dieser Einrichtung ist unschwer einzusehen. Ohne den retardierenden Einfluß der Apicalzelle, deren Ernährung die Keimzellen trotz innerer Hülle offenbar nicht entbehren können, würden sich die Keimzellen gleichzeitig entwickeln und zur Reife kommen; das würde zur Folge haben einen einmaligen heftigen, aber kurz andauernden Erguß von Spermatozoen, deren Menge in Anbetracht des beschränkten Raumes der Keimdrüse nicht sehr groß sein könnte. So aber ist ein kontinuierlich fließender Strom von Keimzellen gewährleistet. Die Apikalzelle hatten wir auch verantwortlich machen können für die Sonderung der Cystenzellen von fertilen Keimzellen. So scheint es, als ob sie die Rolle eines Regulators

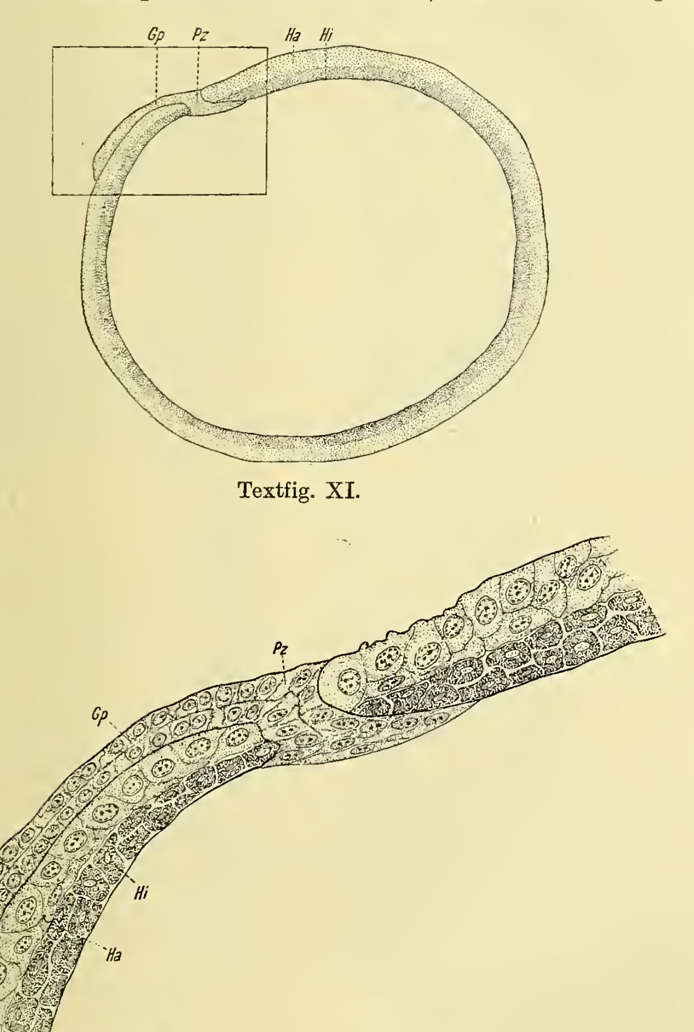


Textfig. IX. Textfig. X.

in der Entwicklung des Hodeninhalts spielte, die sich mit ihrer ernährenden Funktion ganz gut verträgt und die die innere Hülle zu übernehmen kaum imstande wäre.

Die Gangplatte hat mit dem Wachstum des Hodens nicht Schritt gehalten. Während sie früher fast ein Viertel der Peripherie bedeckte, nämlich den medioventralen Quadranten (Fig. 7), nimmt sie jetzt nur

noch einen kleinen Teil des Umfanges ein. Textfig. X und XI zeigen zwei Querschnitte durch den Hoden der vollerwachsenen Raupe, X in der Nähe eines Septums, XI mitten durch den Follikel. Textfig. XI



Textfig. XI.

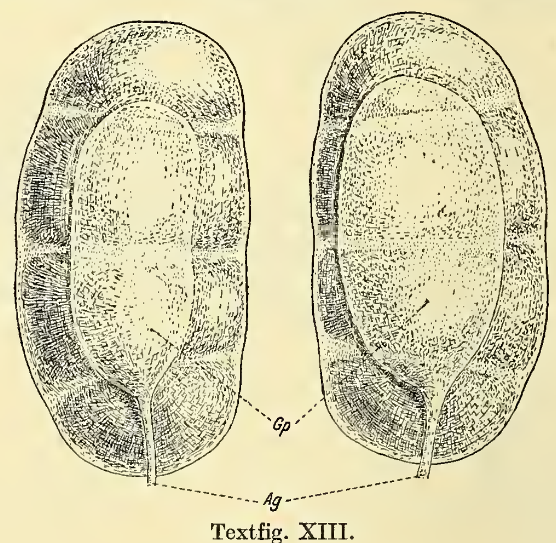
Textfig. XII.

ist vergleichbar Fig. 7. Gangplatte nebst Perforationszapfen — wie die vier Zapfen am Innenrande der Gangplatte, die die Hülle durchsetzen und die Verbindung mit dem Follikellumen herstellen, heißen mögen — Hülle und Inhalt sind hier stärker voneinander abgesetzt

wie früher. Den in Fig. XI bezeichneten Ausschnitt gibt Textfig. XII vergrößert wieder. Noch ist der Verschluß der Follikel völlig dicht. Eine durch Zapfen und Platte verlaufende schwarze Linie, die zwei wandständige Epithelien scheidet, läßt aber die Ausbildung eines centralen Lumens als nahe bevorstehend erkennen. Textfig. IX gibt einen Längsschnitt durch einen Hoden einer erwachsenen Raupe. Hier ist das Lumen in Gangplatte und Zapfen schon ausgebildet. Der Zapfen des vorderen (in der Figur oberen) Follikels ist in seiner ganzen Länge getroffen; von den beiden mittleren nur die Basis; vom hinteren nur die Spitze. Der Ausführungsgang ist bereits in seiner ganzen Länge kanalisiert.

Ausbildung des definitiven geschlechtsreifen Hodens.

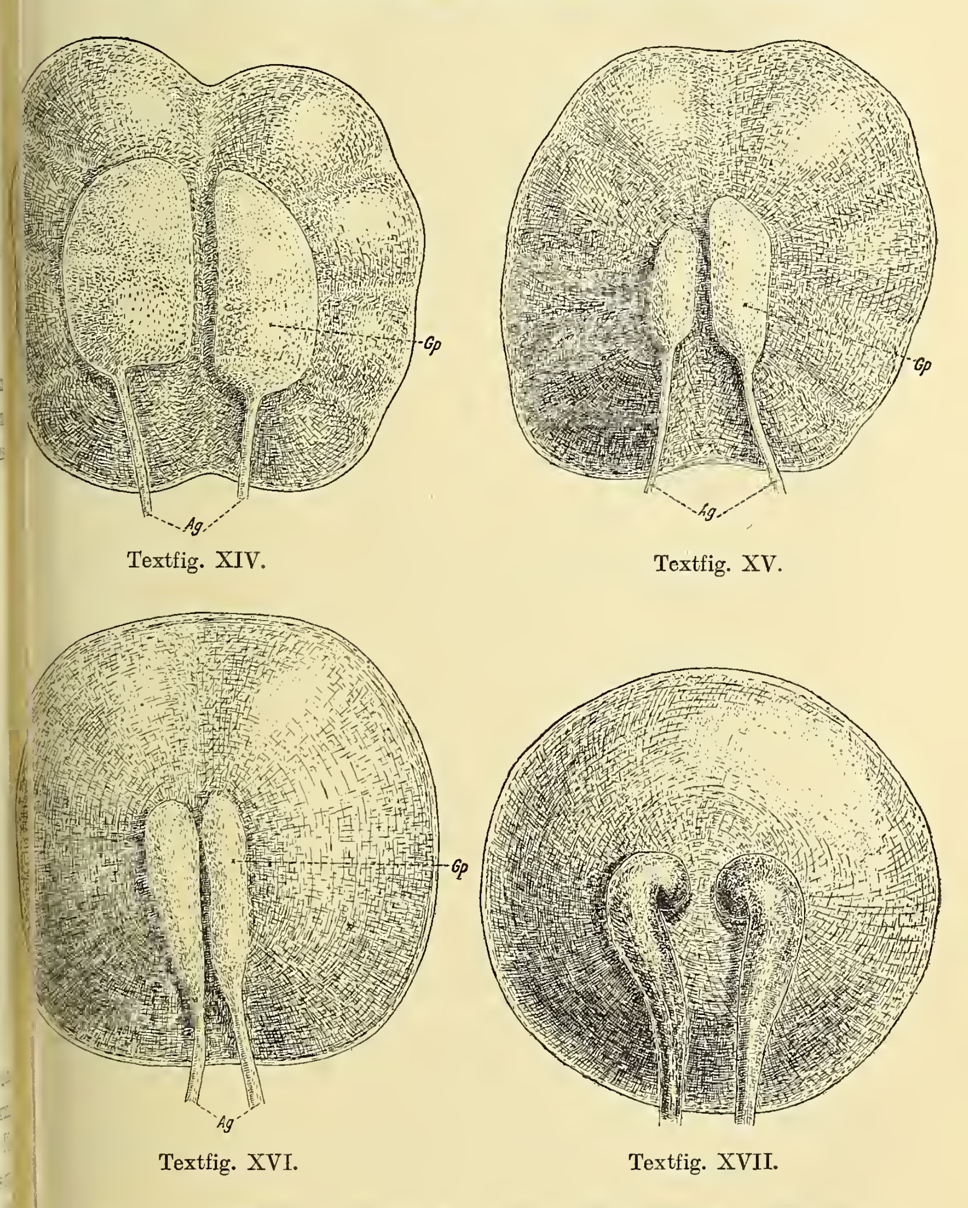
Während der Verpuppung der Raupe, die gewöhnlich Tage in Anspruch nimmt, geht die Verwachsung der bisher getrennten Hoden zu einem unpaaren Gebilde vor sich. Schon während des Raupenlebens



Textfig. XIII.

hat eine kontinuierliche Annäherung der beiden Hoden von einigem Abstand im jungen Räupchen (Fig. 1) bis zu unmittelbarer Berührung in der erwachsenen Raupe (Herold, Taf. VIII) stattgefunden. Die Berührung führt zu einer kontinuierlich engeren Verwachsung bis zur Bildung eines völlig einheitlichen, kugelrunden Organes. Herold gibt den äußeren Vorgang der Verwachsung bildlich und wörtlich in zutreffender Weise wieder Textfig. XIII—XVII stellen den Vorgang

noch einmal für *Vanessa io* dar, um das Verhalten der Gangplatten während des Verwachsungsprozesses und deren definitive Ausbildung



Textfig. XIV.

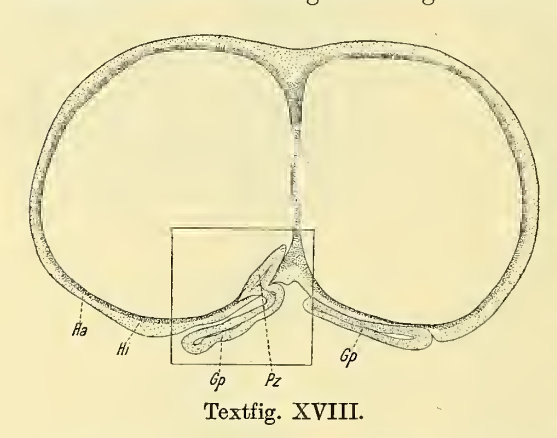
Textfig. XV.

Textfig. XVI.

Textfig. XVII.

zu zeigen. *Vanessa io* wurde zur Darstellung gewählt, weil deren Gangplatten breiter sind wie die von *Pieris* und sich stärker vom Hoden abheben. Im übrigen ist der Vorgang durchaus der gleiche.

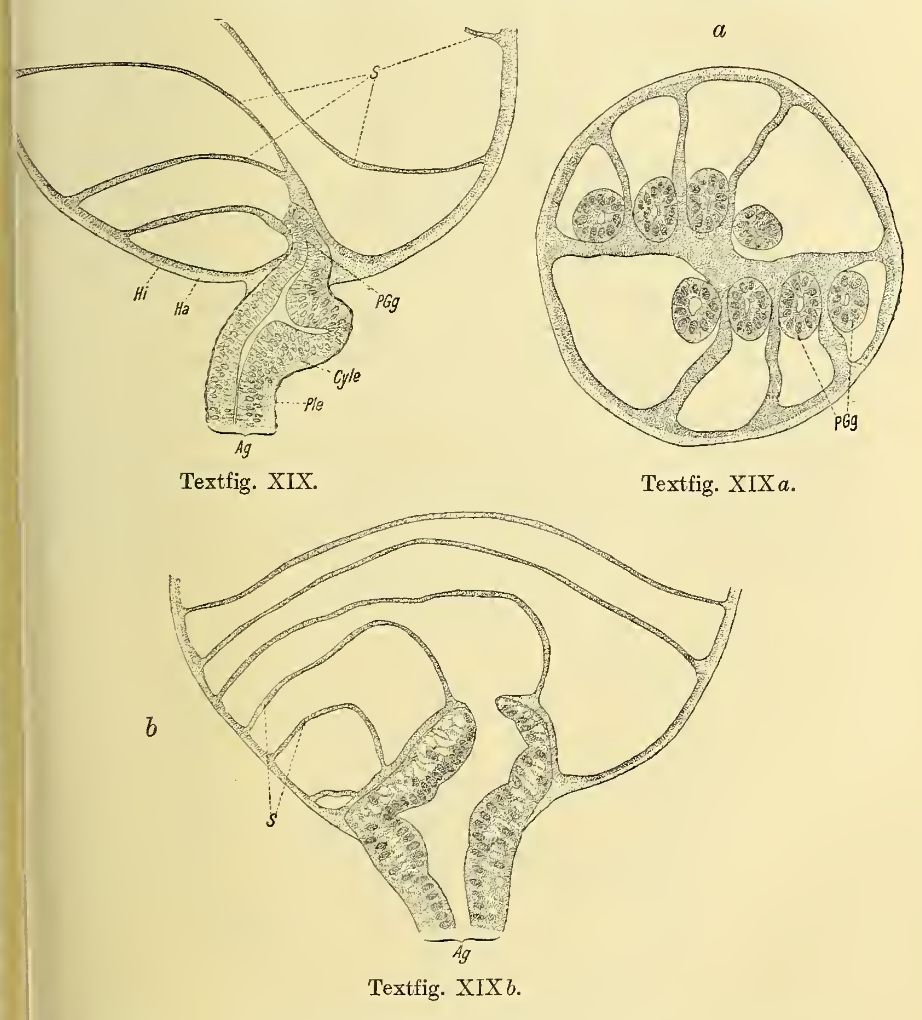
Textfig. XIII zeigt die beiden Hoden einer erwachsenen Raupe von *Vanessa io* von der Ventralseite mit den aufliegenden Gangplatten, die nach hinten sich in die Ausführungsgänge fortsetzen. Die Gangplatten liegen noch ganz flach und ohne Lumen dem Hoden auf. In Textfig. XIV, einer in Verpuppung begriffenen Raupe entnommen, ist die Verschmelzung der Hoden eingetreten. Es zeigt das einheitliche Organ aber noch deutlich seine Entstehung aus zwei Hälften mit je vier Follikeln. Die Gangplatten zeigen eine geringe Abnahme ihres Umfanges entsprechend einer Zunahme ihrer Dicke, hervorgerufen durch das sich bildende Lumen. Textfig. XVIII gibt einen Querschnitt dieses selben Objektes wieder, der das Lumen in der Gangplatte zeigt. Mit zunehmendem Alter der Puppe verstreichen die oberflächlichen Furchen, die Zeichen der ehemaligen Gliederung des Hodens, immer mehr; es nähert sich das Organ der Form der völlig ungegliederten Kugel, wie es Textfig. XVII darstellt. Aus der Gangplatte mit der doppelten Zellschicht wird durch Abheben von der Hodenwandung — schon Textfig. XVIII links zu sehen — allmählich eine keulenförmige Blase. Mit der Vergrößerung ihres Lumens geht Hand in Hand eine Abnahme ihres Umfanges (Textfig. XV, XVI). Mit der Formveränderung der Follikel im Gefolge der Verschmelzung ist verbunden ein Zusammenrücken ihrer Öffnungen, d. h. der Perforationszapfen in den Mittelpunkt der Ventralseite der Hodenkugel. Dadurch kommen die vier Follikelöffnungen jeder Seite an die Spitze des aus der Gangplatte entstandenen kolbenförmigen Bläschens zu liegen, das sich nun auch mit seinem hinteren Ende von der Hodenwandung erheben kann und kontinuierlich in den sich verdickenden Ausführungsgang übergeht. Am geschlechtsreifen Hoden der Imago ist die ehemalige Gangplatte nur noch als schwache vordere Erweiterung des Ausführungsganges kenntlich.



Textfig. XVIII.

Den in Textfig. XVIII bezeichneten Ausschnitt stellt Fig. 13 vergrößert dar. Die Gangplatte hat sich bereits von der Unterlage der Hodenwandung abgehoben; sie ist deutlich zweischichtig und in der

Bildung eines Lumens begriffen. Ihr innerer Rand setzt sich fort in den Perforationszapfen, der die Wandung durchbricht. Das in das Follikellumen eingedrungene Ende des Perforationszapfens hat ebenfalls ein Lumen ausgebildet, das aber noch nicht mit dem Follikellumen



Textfig. XIX.

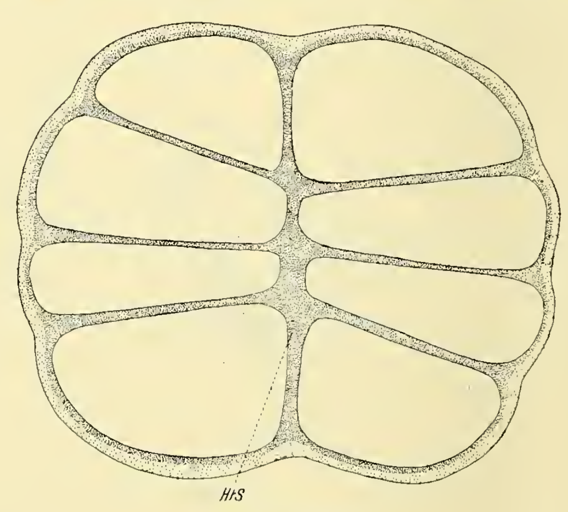
Textfig. XIX*a*.

Textfig. XIX*b*.

kommuniziert. Beide Lumina sind vorläufig noch durch die Spitzenwandung des Zapfens getrennt. Indem sich nun die Wandung der hohlen Zapfenspitze der Innenwandung anlegt und auf ihr ausbreitet, reißt sie an der Spitze ein. Damit ist die Kommunikation des Follikellumens und des Ganglumens hergestellt, und die Spermatozoen können sich durch das Zapfenende wie durch einen kleinen Trichter in den

Gang ergießen. Textfig. XIX zeigt einen Teil eines Sagittalschnittes durch den Hoden einer dem Ausschlüpfen nahen Puppe von *Vanessa io.* Von einem Follikel ist das hintere Ende mit dem hineinragenden Teilgange, dem Derivat des Perforationszapfens, median getroffen. Der Zapfen ist an der Spitze noch geschlossen; seine Ränder ragen frei in das Lumen hinein, ohne irgendwelchen Epithelanschluß zu finden. Textfig. XIX *a* gibt einen Frontalschnitt durch den Hoden nahe der Ventralseite wieder. Alle acht Partialgänge sind quergetroffen. In Textfig. XIX *b*, einer Schnittserie durch den geschlechtsreifen Hoden entnommen, besteht offene Kommunikation zwischen Gang und Follikellumen. Von einer Kontinuität zwischen Gangwandung und Hodenwandung, die man vermuten möchte, ist keine Rede. Beide sind vielmehr selbständige Gewebsgebilde, die in der angegebenen Weise miteinander verkoppelt sind: jedes Gangende teilt sich in vier Partialgänge, die in den Mündungen der Follikel stecken und am offenen Ende etwas trichterförmig erweitert sind, wodurch, abgesehen von der Verkittung, die der Gang während seines Passierens der Hodenwandung erfährt, ein Herausziehen aus dem Hoden vermieden wird.

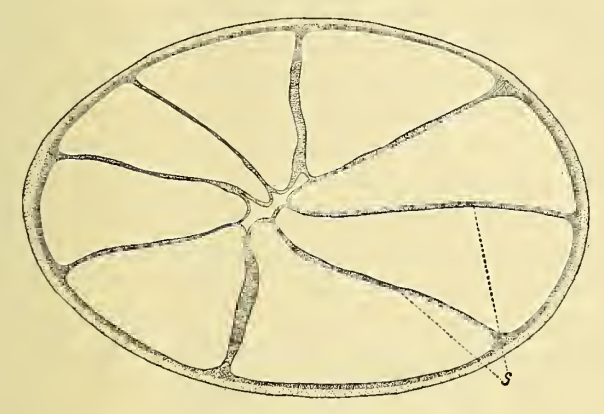
Der Verwachsungsprozeß der Hoden beeinflußt auch Gestalt und gegenseitige Lage der Follikel erheblich. Im isolierten Hoden sind die



Textfig. XX.

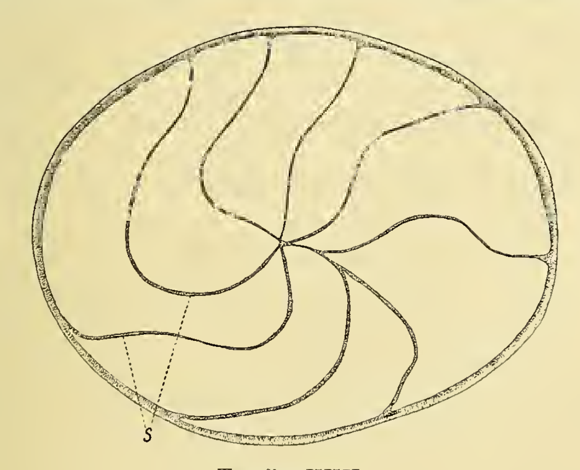
außengelegenen etwa halbkugelig, die beiden mittleren haben die Gestalt abgestumpfter Kegel. (Textfig. XX, einen Frontalschnitt eines Hodens auf dem Stadium wie Textfig. XIV darstellend). Während

der weiteren Verschmelzung kann, wie schon die Änderung der äußeren Form des Hodens zeigt, diese Gestalt nicht beibehalten werden. Sie assimilieren sämtlich ihren Umfang der Form eines Apfelschnitzes,



Textfig. XXI.

wodurch sie sich in ihrer Gesamtheit völlig zwanglos der Hodenkugel einordnen. Textfig. XXI aus einem Hoden einer *Vanessa*-Puppe mittleren Alters zeigt das. Dabei bleibt es aber nicht. Es beginnen nun die Follikel, wie schon lange bekannt, um die Längsachse des Hodens,



Textfig. XXII.

d. h. die Sagittalachse des Puppenkörpers, eine Torsion auszuführen. Hierbei behält die Follikelbasis, dem Ausführungsgang benachbart, ihre Stellung bei; das blinde, der Rückenwandung zugerichtete Follikelende voran drehen sie sich um die Längsachse und zwar, wie es scheint

immer rechts herum. Der Grad der Torsion scheint ebenfalls konstant verschieden bei verschiedenen Arten zu sein. Bei *Vanessa* betrug er im Maximum im geschlechtsreifen Imaginalhoden 180°; d. h. die Follikel der Basis der einen Seite lagen in der Spitze auf der andern Seite und umgekehrt. Bei *Pieris* erreichte die Torsion einen erheblich höheren Betrag: sie stieg im Imaginalhoden bis zu 360°, d. h. einen vollen Umfang. Der einzelne Follikel umspannte also in rechtsgewundener Spirale mit einer vollen Umdrehung die Längsachse, und seine Spitze kam wieder dahin zu liegen, wo sie ursprünglich lag, d. h. senkrecht über die Follikelbasis. Es bekommen die Follikel auf diese Weise übereinstimmend die Gestalt ziemlich langgestreckter, im Querschnitt unregelmäßig dreiseitiger Schläuche. Textfig. XXII zeigt einen Querschnitt — von der Imago aus betrachtet: Frontalschnitt — durch den geschlechtsreifen *Pieris*-Hoden. Sämtliche acht Follikel sind in halber Höhe quer getroffen.

Die nahe liegenden Fragen nach dem Sinn und dem mechanischen Zustandekommen dieser Torsion sind nicht leicht zu beantworten. Eine Vermutung in bezug auf ihre Bedeutung drängt sich auf: es ermöglicht die Torsion die Umwandlung der im larvalen Hoden annähernd isodiametrischen Follikelräume zu langgestreckten Schläuchen in dem beschränkten Raum der Hodenkugel. In den Schläuchen aber ist eher eine vorteilhafte Anordnung der langgestreckten Spermatozoenbündel mit ihren langen stricknadelförmigen Köpfen und noch längeren Schwänzen und damit ein ungestörter Austritt gewährleistet. Und in der Tat sieht man die reifen Spermatozoenbündel überwiegend in der Richtung der Längsachse der Follikel orientiert. Über das mechanische Zustandekommen der Torsion kann ich vorläufig keine bestimmten Aussagen machen.

Noch ein andres mechanisches Problem stellt die Hodenentwicklung: wie kommt die Annäherung und endliche Verschmelzung der Hoden zustande? Die Diskussion dieser Frage setzt voraus die Kenntnis der Befestigung der Hoden im Raupenkörper. Die Raupe durchziehen vier lappige Fettkörperbänder, zwei dorsale und zwei ventrale, die die Eröffnung des Raupenkörpers in der ventralen Mittellinie in Gestalt von vier parallel verlaufenden Streifen von grünlich gelber Farbe zur Anschauung bringt. In einen der Form des Hodens entsprechenden Ausschnitt des dorsalen Fettkörpers sind die Hoden jederseits eingespannt und damit ein Verrücken in longitudinaler Richtung unmöglich gemacht. Ein vom Stigma des achten Segmentes an den Hoden herantretender und sich hier verzweigender Tracheenast ver-

hindert eine Torsion des Hodens um seine Längsachse. Auch mit dem Rückengefäß steht der Hoden in Verbindung; jedoch handelt es sich dabei nur um ganz feine Bindegewebsstränge, die an der Suspension nicht wesentlich beteiligt sein können. Es wäre nun möglich, daß durch Wachstum der dorsalen Fettkörperbänder in die Breite und strafferes Anziehen die Hoden einander genähert und schließlich zur Berührung gebracht würden. Davon kann jedoch keine Rede sein. Denn die Verbindung der Hoden mit dem Fettkörper lockert sich stetig. Gelingt es noch in der Raupe kaum, den Hoden herauszupräparieren, ohne daß Teile des Fettkörpers daranhängen bleiben, so genügt schon in der jungen Puppe ein leichter Zug, um den Hoden reinlich aus dem Fettkörper herauszulösen. Also die Befestigung der Hoden im Fettkörper kann kaum ihre Annäherung bewirken. Ebensowenig die Verbindung mit dem Tracheenast. Dessen Wirkung könnte man sich nur so vorstellen, daß er direkt schiebend wirkt; und davon kann natürlich bei seiner geringen Festigkeit keine Rede sein. Es bedarf die Lösung dieses mechanischen Problems einer besonderen Untersuchung.

Querschnitte durch den Ausführungsgang und dessen vordersten erweiterten Teil, das Derivat der Gangplatte, zeigen, daß er bei der Imago zweischichtig ist. Das hochcylindrische Epithel, die eigentliche Wandung des Ganges, überzieht außen ein dünnes Plattenepithel. Dieses Plattenepithel setzt sich bis auf den in den Hoden eindringenden Teil des Ausführungsganges fort (Textfig. XIX). Hier keilt es aus; die in die Follikelmündung hineinragenden Partialgänge sind einschichtig, nur gebildet von dem Cylinderepithel. Die Zweischichtigkeit von Gang und Gangplatte legt sich an in der jungen Puppe: wenn sich in beiden das Zellmaterial unter Ausbildung des centralen Lumens peripher epithelial anordnet, werden einzelne flache Kerne an die Außenseite gedrängt; sie umgeben sich (Fig. 14; Teil eines Schnittes durch die Wandung der Gangplatte einer jungen Puppe) mit einem Hofe dichteren dunkleren Plasmas und schließen sich endlich zu einer zusammenhängenden Zellschicht, eben dem äußeren Plattenepithel. Es erfolgt diese Ausbildung einer doppelten Wandung in der ersten Hälfte des Puppenlebens.

Die innere Wandung des Ganges, das Cylinderepithel, soll drüsige Natur annehmen nach Stitz und Roepke. Außer dem Charakter der Kerne — diffus-körnige Struktur des Chromatins — und dem gelegentlichen Auftreten kleiner Vacuolen am inneren Ende der Zellen, über deren Inhalt nichts zu ermitteln war, sind Anzeichen dafür nicht vorhanden (Fig. 14). In dem im Hoden steckenden Teil der Gangwandung

nimmt Zahl und Größe dieser Vacuolen zu. Hält man das für ausreichend zur Annahme der drüsigen Natur des Gangepithels, so ist es nicht schwer, sich von der Funktion des Secretes eine Vorstellung zu machen. Es wird das Substrat bilden, in dem die freigewordenen Spermatozoen flottieren. Ein solches ist deutlich zu konstatieren. Daß es identisch sei mit der Hodengrundsubstanz, ist nicht anzunehmen. Dazu hat dessen Masse im Imaginalhoden viel zu sehr abgenommen, und zur Neuproduktion ist die Hodenwandung nicht mehr fähig. Noch weniger die Septen. Es ist die Hodenwandung des geschlechtsreifen Hodens zu einer zwar noch deutlich zweischichtigen, aber dünnen, derben Hülle von fast chitinartiger Konsistenz reduziert. Die Septen sind in ihrem Verlaufe noch deutlich zu verfolgen, aber zu ganz unansehnlichen Geweberesten, von den durchziehenden Tracheenästen zusammengehalten, geschrumpft. Es scheint von ihnen nur das absolut unassimilierbare, ungenießbare zurückgeblieben zu sein. All diese Zerfallserscheinungen sind auf das Nahrungsbedürfnis der werdenden und fertigen Spermatozoen zurückzuführen. Nachdem der Zweck des Organs, die Produktion der reifen männlichen Geschlechtszellen, erreicht ist, wird offenbar alles entbehrliche Material an ihm zur Ernährung der Spermatozoen verwandt. Eine Frontalschnittserie durch den Hoden einer geschlechtsreifen Imago bestätigt das: an der Spitze der Follikel färbt sich der Schnitt mit Heidenhain-Hämatoxylin noch schön blau, die ihn zusammensetzenden Zellen, Wandungszellen, Cystenzellen, Spermatogonien, sind noch leidlich intakt. Nach der Basis und dem Ausführungsgang zu wird die Färbung unansehnlich, und nur die Spermatozoenbündel treten im Bilde scharf hervor.

Treten diese als solche in den Gang ein? Wo findet die Auflösung der Cysten statt? Es unterliegt die Cystenwandung ebenfalls einer Resorption im Dienste der Ernährung des eingeschlossenen Spermatozoenbündels zu einer dünnen Membran. Am längsten hält sich die Zelle der Wandung, auf welche das Paket der stricknadelförmigen Köpfe zugerichtet ist. Diese Zelle ist die stärkste der ganzen Wandung und wird Cystophor genannt. Das nötigt uns, ihr eine besondere Bedeutung zuzumessen, die ihre Persistenz rechtfertigt: wahrscheinlich vermittelt sie die Stoffleitung aus der Hodengrundsubstanz in die Cyste hinein. Die Auflösung der Cysten scheint teils schon im basalen Teil des Follikels selbst, teils auch erst im Anfangsteil des Ganges stattzufinden. Wenigstens sieht man hier zuerst isolierte Spermatozoen auftreten.

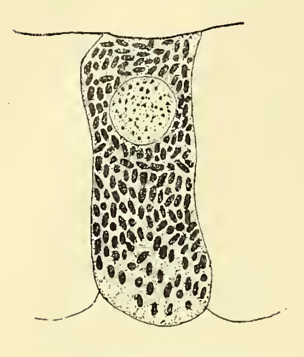
Anhang: Bakteroiden im Hoden des Pieris.

Anhangsweise sei eine Beobachtung mitgeteilt, die an bereits früher beobachtetes anknüpft. Es handelt sich um das Vorkommen von Bakterien oder bakteroiden Gebilden in den Geweben von Arthropoden. Es sind solche Fälle schon mehrmals in der Literatur beschrieben. Blochmann sah im Fettkörper und in den Eiern verschiedener Insekten (*Periplaneta*, *Blatta* und Ameisen) bakterienähnliche Körper. Ein zweites Mal beobachtete Korschelt in den Spinndrüsen und im Fettkörper von *Pieris* stäbchenförmige Gebilde, die er den von Blochmann beobachteten an die Seite stellt. Außer dem bakterienähnlichen Habitus konnte Korschelt Eigenbewegungen an den Gebilden wahrnehmen, wie daraus hervorging, daß einzelne dieser Gebilde einen bestimmten Weg zurücklegten, während in der Nähe gelegene andre kleine Körperchen und Gewebsteilchen gleichzeitig in Ruhe waren.

Als dritter mir bekannt gewordener Fall schließt sich eine ganz neuerdings (1910) von Pierantoni in Neapel gemachte Beobachtung an. Pierantoni fand in den Eiern verschiedener Familien der *Hemiptera homoptera* (Coccidae, Aphidae, Cicadidae, Cercopidae) Gruppen kleiner, meist gekrümmt stäbchenförmiger Gebilde, die bei der Entwicklung des Eies an das Hinterende des Keimstreifens, den Ort der sich bildenden Geschlechtsorgane, zu liegen kamen und in die jungen Eier aufgenommen wurden, weshalb er sich berechtigt glaubt, von einer erblichen Symbiose zu reden. Die selbständige Organismennatur der Gebilde scheint diesmal über allen Zweifel erhaben zu sein; denn der Autor beobachtete Teilungen und konnte sie auf Nährgelatine kultivieren. Er bezeichnet sie als Blastomyceten und rechnet sie zu den Saccharomyceten.

In meinem Falle war folgendes zu beobachten: Der Hoden einer im Freien gefangenen Imago von *Pieris brassicae* zeigte sich bei Untersuchung der Schnitte überschwemmt von kleinen kurzcylindrischen oder stäbchenförmigen, an beiden Enden abgerundeten, bisweilen schwach gekrümmten Gebilden. Sie hatten bei der angewandten Behandlung (Platinchloridosmiumessigsäure + Eisenhämatoxylin) alle Farbtöne von durchscheinendem Honigbraun bis ganz schwarz angenommen. Außer eines hellen Fleckes an jedem Ende waren Differenzierungen nicht wahrzunehmen. Alle Gewebe des Hodens waren damit infiziert: die Wandung des vorderen Gangendes, die äußere Hülle, die innere Hülle mit den Septen. Ebenso fanden sie sich reichlich im Lumen

der Follikel. In bezug auf ihre Menge zeigte sich eine deutliche Zunahme von den jüngeren, oberen Teilen des Hodens zu den älteren, unteren, der Mündung benachbarten. Die Wandungszellen der in die Follikel hineinragenden Gangenden waren großenteils dicht davon erfüllt. Eine dieser Zellen zeigt Textfig. XXIII. Trotz dieser dichten Erfüllung sind die Kerne stets frei davon. KORSCHELT konnte beobachten, daß sie



Textfig. XXIII.







Textfig. XXIV.

sich gerade im Kern leicht verbreiteten. Es ist dieser Unterschied vielleicht auf verschiedene Widerstandsfähigkeit der Kernmembran zurückzuführen. Textfig. XXIV zeigt ein einzelnes dieser Gebilde in Front- und Seitenansicht und von oben. Über die systematische Zugehörigkeit war bei dieser mangelhaften Charakterisierung nichts zu ermitteln.

Nach Teilungsfiguren und sonstigen Erscheinungen, die auf die Art der Vermehrung hätten schließen lassen, wurde vergeblich gesucht.

Von einer Schädigung des Hodens durch diese Infektion war nichts zu beobachten. Es fanden sich im vorderen Teile des Ganges reichlich normale Spermatozoenbündel.

Zum Schlusse drängt es mich, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. KORSCHELT, für das stete Interesse, das er meiner Arbeit entgegengebracht hat, wie für seinen Beistand mit Rat und Tat herzlich zu danken.

Desgleichen haben mich Herr Dr. C. TÖNNIGES und Herr Prof. Dr. MEISENHEIMER zu großem Dank verpflichtet.

Zusammenfassung der Resultate.

1) Die das Ei verlassenden Räupchen sind geschlechtlich differenziert; die Unterschiede bestehen in folgendem:

a. beim Männchen bildet der den späteren Ausführungsgang darstellende solide Zellstrang die hintere Fortsetzung des ventralen oder ventrolateralen leistenförmig verdickten freien Randes der Hodenhülle;

beim Weibchen steckt er mit verbreitertem Ende in der Öffnung der Hülle und verschließt sie.

b. beim Männchen setzen sich die hinteren Gangenden (Terminalampullen) an das Heroldsche Organ an; beim Weibchen verschmelzen sie mit der Hypodermis der Intersegmentalfalte zwischen dem siebenten und achten Abdominalsegment.

c. der Unterschied in der Insertion der Ausführungsgänge — beim Männchen auf den einander zugekehrten, beim Weibchen auf den voneinander abgewandten Seiten — ist erst vom zweiten Larvenstadium an immer deutlich.

2) Eine Unterscheidung auf Grund der Keimzellstruktur war nicht möglich.

3) Hand in Hand mit der Septenbildung hebt sich die Gangplatte vom Hoden ab. Aus ihr geht der vordere Teil des Ausführungsganges hervor.

4) Während der zweiten Larvenperiode beginnt die definitive Ausbildung der Hodenwandung; sie sondert sich in eine innere, intensiv pigmentierte, reservestoffhaltige und in eine äußere, unpigmentierte Hülle; die innere Hülle beteiligt sich assimilatorisch und sezernierend an der Ernährung der Keimzellen.

5) Das tingierende Pigment der inneren Hülle ist als abgelagertes Stoffwechselendprodukt anzusehen. Eine biologische Bedeutung der Pigmentierung ist nicht einzusehen.

6) Die die äußere Hülle durchsetzenden Stielzellen, die die innere Hülle mit der Außenfläche des Hodens in Verbindung setzen, dienen dem Nahrungstransport zur inneren Hülle.

7) Der gleichmäßig ernährenden Tätigkeit der Hodenwandung gegenüber hat die Apicalzelle mit ihrer Nahrungsproduktion besondere Aufgaben zu lösen: ihre Tätigkeit ist verantwortlich zu machen für die Differenzierung der Keimzellen in Spermatogonien und Cystenzellen.

8) Ferner wirkt die Apicalzelle mit ihrer ernährenden Funktion regulatorisch auf den Entwicklungsgang des Hodeninhaltes; sie verursacht die fortschreitende Entwicklungsdifferenzierung unter den ursprünglich gleichaltrigen Keimzellen.

9) Die während der Puppenruhe sich vollziehende Torsion der Follikel scheint stets rechts herum zu geschehen und für verschiedene Arten konstant verschieden zu sein.

10) Die Bedeutung der Torsion ist wohl in der Erleichterung des Austrittes der langgestreckten Spermatozoenbündel aus schlauchförmigen

Follikeln, deren Bildung innerhalb der kugeligen Hodenkapsel durch die Torsion ermöglicht wird, zu sehen.

11) Es besteht zwischen Hodenwandung und Ausführungsgang keine Kontinuität; dieser steckt, trichterförmig erweitert, im Grunde der Follikel.

Marburg (Hessen), im Februar 1911.

Literaturverzeichnis.

A. Brandt, Über das Ei und seine Bildungsstätte. Leipzig 1878.

E. Bessels, Studien über die Entwicklung der Sexualdrüsen bei den Lepidopteren. Diese Zeitschr. Bd. XVII. 1867.

F. Blochmann, Über das regelmäßige Vorkommen von bakterienähnlichen Gebilden in den Geweben und Eiern verschiedener Insekten. Zeitschrift für Biologie. Bd. XXIV. N. F. 6. 1887.

De Bruyne, La cellule folliculaire du testicule d'Hydrophilus piceus. Anat. Anz. Bd. XVI. 1899.

N. Cholodkowsky, Über die Hoden der Schmetterlinge. Zool. Anz. Bd. III. 1880.

— Über den Bau der Testikel bei Schmetterlingen. Ibidem. Bd. III. 1880.

— Über die Hoden der Lepidopteren. Ibidem 1884.

— Der männliche Geschlechtsapparat der Lepidopteren. Beilage zum LII. Bd. der Nachrichten der Akad. Petersburg. N. 4. 1886.

v. Fürth, Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. Jena 1903.

K. Grünberg, Untersuchungen über die Keim- und Nährzellen in den Hoden und Ovarien der Lepidopteren. Diese Zeitschr. Bd. LXXIV. 1903.

G. Gilson, Etude comparée de la spermatogenèse chez les Arthropodes. La Cellule. Tome I et IV.

V. Haecker, Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Jen. Zeitschr. für Naturw. Bd. XXXVII. 1903.

R. W. Hegner, The origin and early history of the germcells in some Chrysomelid beetles. Journal of Morphology. Vol. XX. 1909.

K. Heider, Die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus. Jena 1889.

Herold, Entwicklungsgeschichte der Schmetterlinge, anatomisch und physiologisch. Cassel und Marburg. 1815.

R. Heymons, Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von Phyllodromia (Blatta) germanica. Diese Zeitschr. Bd. LIII. 1892.

— Die Embryonalentwicklung der Dermapteren und Orthopteren usw. Jena 1895.

— Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Lepisma saccharina. Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1897.

— Die Entwicklungsgeschichte der Scolopendra. Bibliotheca Zool. Bd. XIII. 1901.

J. Hirschler, Die Embryonalentwicklung von Donacia crassipes. Diese Zeitschrift. Bd. XCII. 1909.

H. Jackson, Studies in the morphology of the Lepidoptera. Linnean Society of London. 2. serie. Zool. V. 4. 1890.

Kellogg, Sex differentiation in larval insects. Biol. Bull. Woods Hole. Vol. XII.

V. Klinkhardt, Beiträge zur Morphologie und Morphogenie des männlichen Genitalapparates der Rhopaloceren. Leipzig.

E. Korschelt, Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellelemente des Insektenovariums. Diese Zeitschr. Bd. XLIII. 1886.

— Über einige interessante Vorgänge bei der Bildung der Insekteneier. Diese Zeitschr. Bd. XLV. 1887.

— Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Zellkernes. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. III. 1889.

E. Korschelt und K. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgesch. der wirbellosen Tiere. Spezieller Teil. Jena 1892.

— Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil. Jena.

F. Meves, Über den von la Valette St. George entdeckten Nebenkern der Samenzellen. Archiv für mikr. Anat. Bd. LVI. 1900.

H. Meyer, Über die Entwicklung des Fettkörpers, der Tracheen und der keimbereitenden Geschlechtsteile bei den Lepidopteren. Diese Zeitschr. Bd. I. 1849.

Nusbaum, Zur Entwicklungsgeschichte der Ausführungsgänge der Sexualdrüsen bei den Insekten. Zool. Anz. 1882.

Palmen, Über paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insekten. Leipzig 1884.

U. Pierantoni, Ulteriori osservazioni sulla simbiosi ereditaria degli Omotteri. Zool. Anz. Bd. XXXVI. 1910.

W. Röpke, Ergebnisse anat. Untersuch. an Standfussschen Lepidopterenbastarden. Jen. Zeitschrift für Naturw. Bd. XLIV. 1908.

Th. Saling, Zur Kenntnis der Entwicklung der Keimdrüsen von Tenebrio molitor. Marburg, Dissertation 1905.

A. Schneider, Die Entwicklung der Geschlechtsorgane bei den Insekten. Zool. Beiträge, Breslau. Bd. I. 1885.

C. Spichardt, Beitrag zur Entwicklung der männlichen Genitalien und ihrer Ausführungsgänge bei Lepidopteren. Verh. d. naturw. Vereins der Rheinlande und Westfalens. Bd. XLIII. Bonn 1886.

H. Stitz, Der Genitalapparat der Microlepidopteren. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. XIV. 1900.

Tichomirow, Zur Anatomie des Insektenhodens. Zool. Anz. Bd. XXI. 1898.

E. Verson und Bisson, Die postembryonale Entwicklung der Ausführungsgänge vom Bombyx mori. Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896.

E. Verson, Zur Spermatogenesis bei der Seidenraupe. Diese Zeitschr. Bd. LVIII. 1894.

v. la Valette St. George, Spermatologische Beiträge. V. Über die Spermatocysten bei Lepidopteren. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXX. 1887.

— Zur Samen- und Eibildung beim Seidenspinner. Arch. f. mikr. Anat. Bd. L. 1897.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen (für Text- und Tafelfiguren gültig):

Ag, Ausführungsgang;
Az, Apicalzelle;
Blz, Blutzellen;
C, Cuticula;
Cyh, Cystenhüllzelle;
Cyle, Cylinderepithel;
DE, Darmepithel;
DH, Drüsenhaar;
Dm, Darmmuskulatur;
Dz, Drüsenzellen;
FK, Fettkörper;
Fo3, dritter Follikel;
Fo4, vierter Follikel;
FT, Fetttröpfchen;
Gp, Gangplatte;
H, Hülle;
Ha, äußere Hülle;
Hi, innere Hülle;
He, Heroldsches Organ;
Ho, Hoden;
HtS, hodentrennende Scheidewand;
Hy, Hypodermis;
I, Intima;
IT, Intersegmentalfalte;
Lm, Längsmuskulatur;
Oe, Oenocyten;
Og, Oogonien;
Og', Oogonien in Zerfall;
Ov, Ovarium;
PC, abgestreifte Cuticula des Parasiten;
PGg, Partialgang;
Ple, Plattenepithel;
Ps, Plasmaschweife;
Pz, Perforationszapfen;
Rg, Rückengefäß;
S, Septen;
Sk, Synapsisknäuel;
Sp, Spermatogonien;
Spc, Spermatocysten;
Stz, Stielzellen;
Ta, Terminalampulle;
TM, Tracheenmatrix;
Tr, Trachee;
VGs, verbindender Gewebsstrang;
VM, Vasa Malpighi.

Tafel XXI und XXII.

Sämtliche Figuren sind mit dem Zeichenprisma auf dem Zeichentisch von der Höhe des Objekttisches mit Leitz' homog. Immersion 1/12 mm — Ocular nach Bedarf — entworfen.

Fig. 1. Querschnitt durch das Genitalsegment eines jungen, eben ausgeschlüpften männlichen *Pieris*-Räupchens.

Fig. 2. Dasselbe vom eben ausgeschlüpften weiblichen *Pieris*-Räupchen.

Fig. 3. Querschnitt durch den Hoden an der Grenze zweier Follikel, vom eben ausgeschlüpften *Pieris*-Räupchen.

Fig. 4. Querschnitt durch die Anlage des Heroldschen Organes eines eben ausgeschlüpften *Pieris*-Räupchens.

Fig. 5. Längsschnitt durch eine Eiröhrenanlage des eben ausgeschlüpften *Pieris*-Räupchens, einem Querschnitt durch das Genitalsegment entnommen.

Fig. 6. Querschnitt durch die Ansatzstelle der Ausführungsganganlagen an das Ectoderm der ventralen Mittellinie beim ♀.

Fig. 7. Mittlerer Querschnitt durch einen Hodenfollikel einer *Pieris*-Raupe der zweiten Larvenperiode.



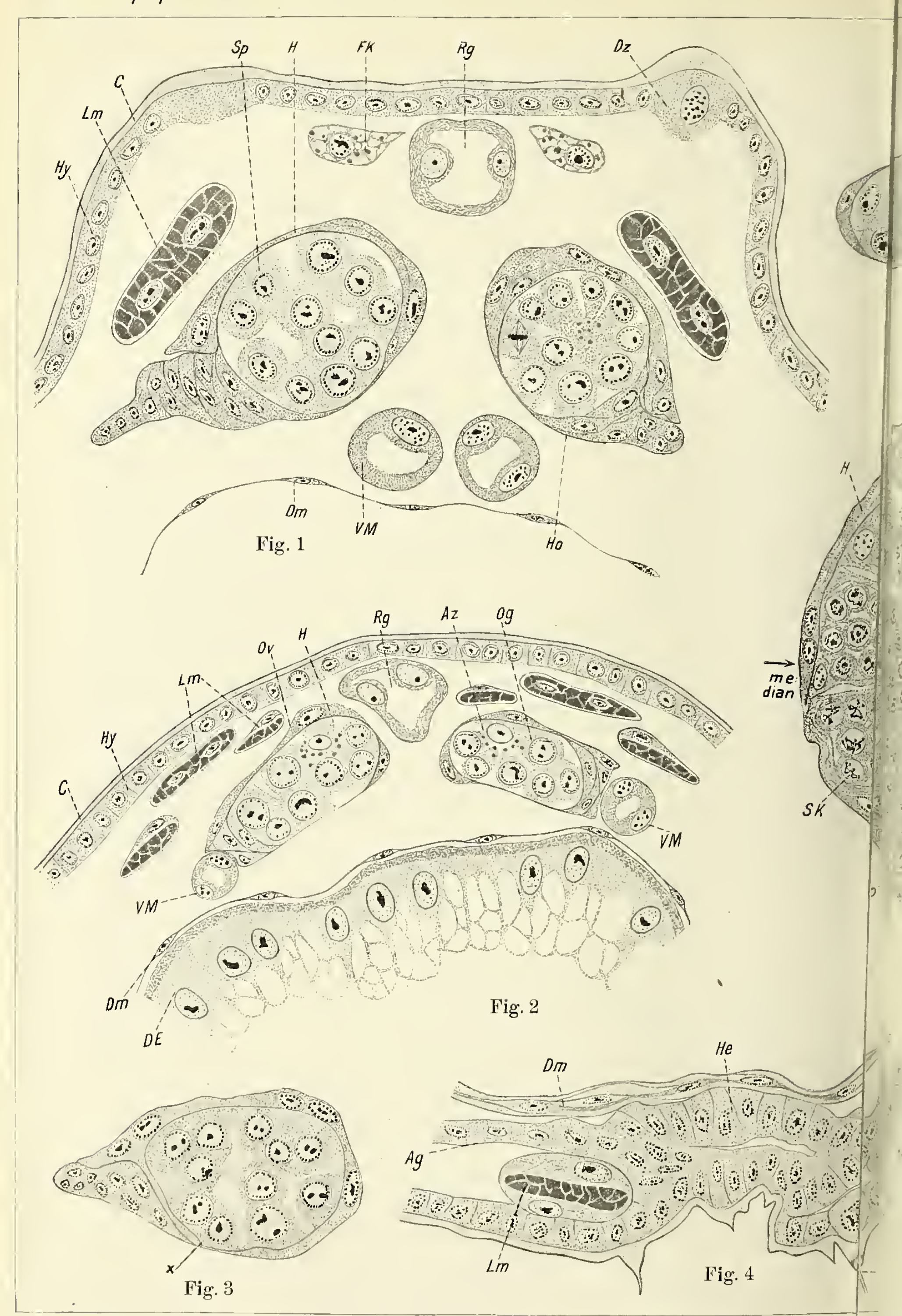


Fig. 1

Fig. 2

Fig. 3

Fig. 4

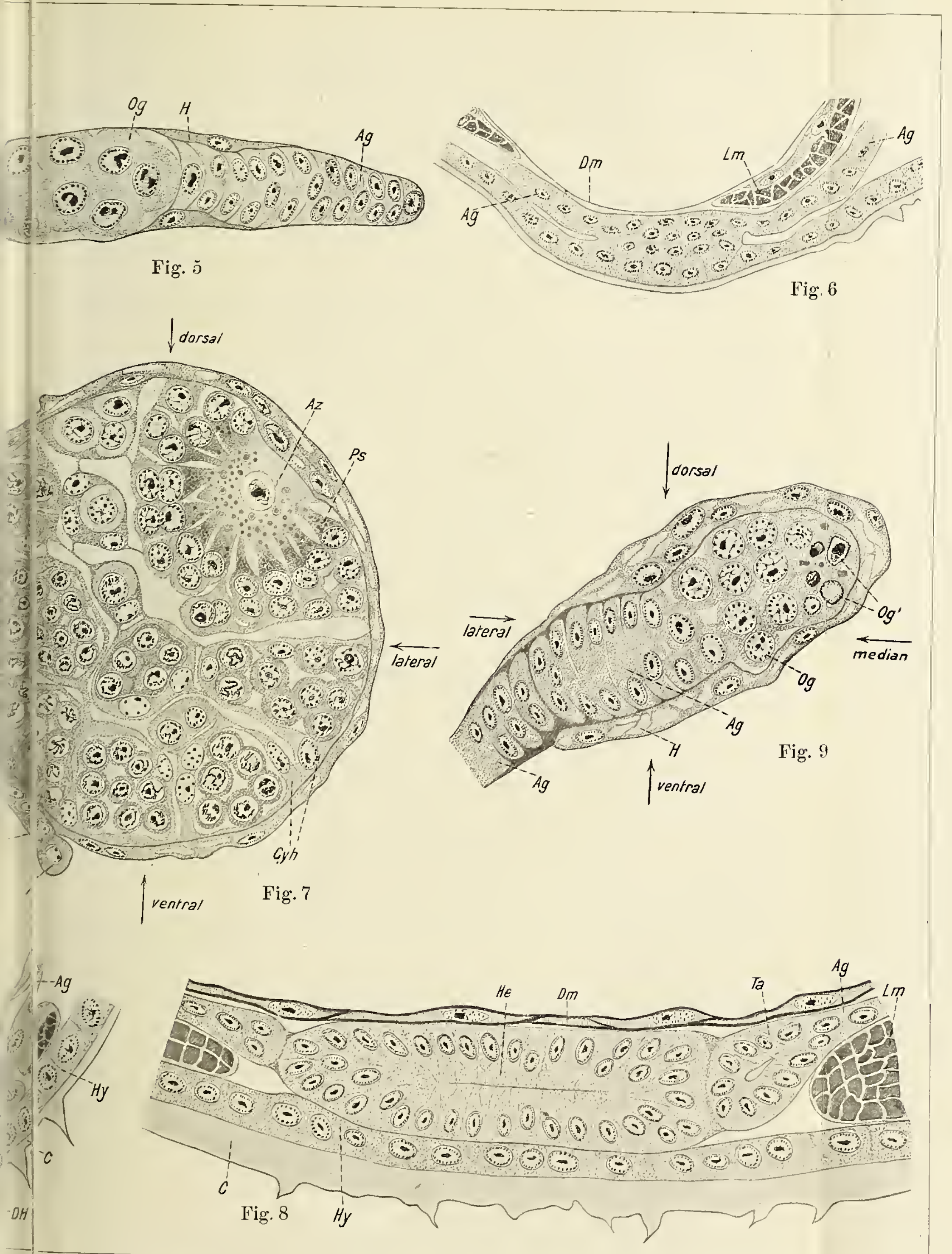


Fig. 5

Fig. 6

Fig. 7

Fig. 9

Fig. 8

…lhel[m] Engelmann in Leipzig.



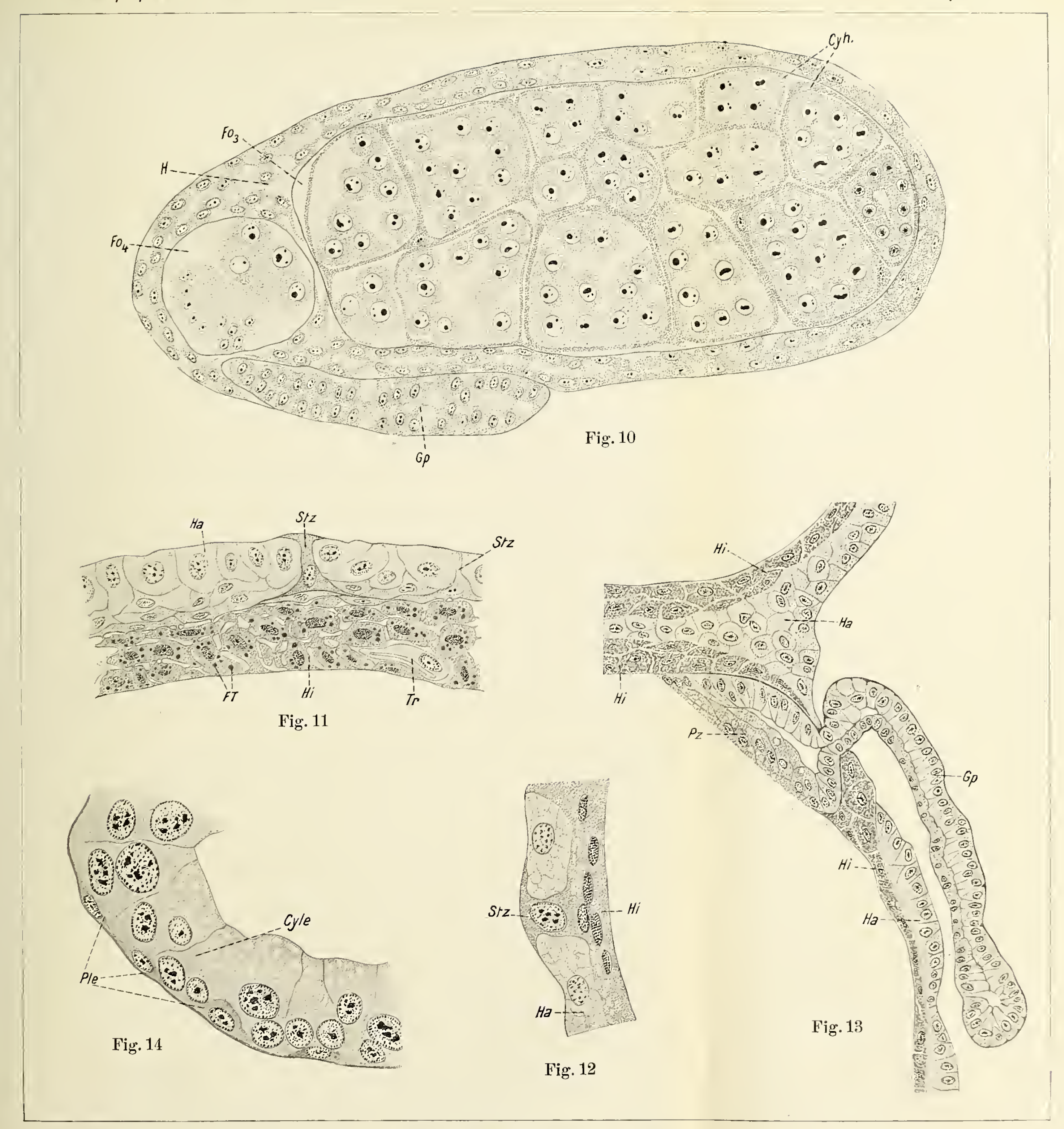


Fig. 10

Fig. 11

Fig. 12

Fig. 13

Fig. 14

K. Zick gez. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Fig. 8. Querschnitt durch das Heroldsche Organ einer *Pieris*-Raupe der zweiten Larvenperiode.

Fig. 9. Längsschnitt durch eine Eiröhrenanlage aus der zweiten Larvenperiode, einem Querschnitt durch das Genitalsegment entnommen.

Fig. 10. Querschnitt durch einen Hodenfollikel einer *Pieris*-Raupe am Ende der dritten Larvenperiode. Die Raupe war stark mit *Microgaster*-Larven infiziert.

Fig. 11. Teil eines Querschnittes durch die Wandung des Hodens einer vollerwachsenen *Pieris*-Raupe.

Fig. 12. Teil eines Querschnittes durch die Hodenwandung einer halberwachsenen Raupe (dritte Larvenperiode) von *Vanessa io*.

Fig. 13. Querschnitt durch die Gangplatte nebst einem Perforationszapfen eines Hodens einer in Verpuppung begriffenen Raupe.

Fig. 14. Teil eines Querschnittes durch die Gangplatte einer in Verpuppung befindlichen Raupe. Es ist die Ausbildung der Doppelschichtigkeit (Plattenepithel + Cylinderepithel) zu sehen.

Neue Beobachtungen auf dem Gebiete der Zelle.

Eine Ergänzung zu: »Beiträge zur Kenntnis der Kernstrukturen«.

Von

Dr. Hch. Stauffacher
(Frauenfeld).

Mit 5 Figuren im Text und Tafel XXIII.

1. Die Kernmembran.

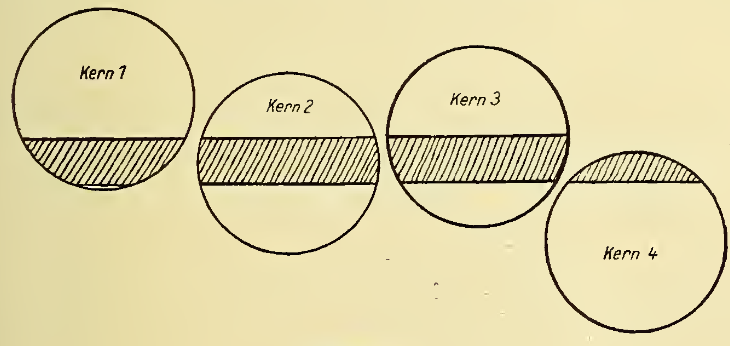
Auf S. 72 der »Beiträge zur Kenntnis der Kernstrukturen« (Diese Zeitschrift, Bd. XCV) steht folgender Passus:

»Niemals kommt uns bei der Besichtigung des Kernes von der Fläche eine Kernmembran zum Bewußtsein — darauf machte bereits Pfitzner aufmerksam — und doch sollte man, wenigstens an feinen Mikrotomschnitten, dann und wann der Kernkalotte habhaft werden, die ganz oder zum Teil wenigstens aus der Membran bestünde, besonders dann, wenn Kernmembranen von der relativen Dicke existieren, wie sie die Fig. 39 und 198 in Heidenhains Werk »Plasma und Zelle« zeigen. (Auch Flemming spricht [»Zellsubstanz, Kern und Zellteilung«, S. 168] bei seinen Hämatoxylinpräparaten von einer dicken, dunkeltingierten Grenzwand).«

Ich hatte bei der Fortsetzung meiner Zellstudien auf den Pfitznerschen Einwand gegen die Existenz einer Kernmembran unausgesetzt ein Augenmerk und möchte hier, an Hand zahlreicher neuer Präparate, darauf zurückkommen.

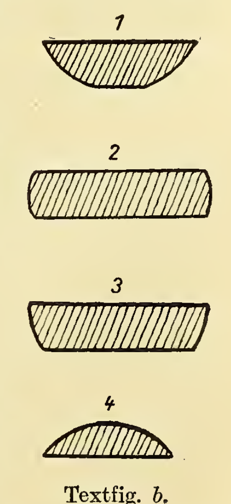
Fig. 1, Taf. XXIII, zeigt einen Längsschnitt durch eine Embryosackanlage (Archespor) mit vier Kernen von *Lilium croceum*. Die Fixierung erfolgte mit absolutem Alkohol, die Färbung nach Ehrlich-Biondi-Heidenhain. Auf diese Fixierungs- und Tinktionsmittel komme ich weiter hinten noch zu sprechen. Da die Schnitte nur 4 μ dick sind, erscheint die Embryosackanlage auf vielen Schnitten der Serie. Von den vier Kernen taucht in meinen Präparaten zuerst

auf Kern Nr. 1, dann Nr. 2, Nr. 3 und zuletzt Kern Nr. 4. In dem gezeichneten Schnitt Fig. 1 (Taf. XXIII) ist also Kern Nr. 1 bereits am Verschwinden, während Kern Nr. 2 fast genau in der Mitte, Kern Nr. 3 etwas unterhalb der Mitte getroffen wurde. Von Kern Nr. 4 ist auf dem vorhergehenden Schnitte noch keine Spur zu sehen, während auf dem Schnitt, den die vorliegende Zeichnung wiedergibt, der Nucleolus beweist, daß nunmehr auch der vierte Kern getroffen wurde. Mit andern Worten: Die Kerne Nr. 1 und (ganz besonders) Nr. 4 sind



Textfig. *a*.

in unserm Präparat mit ihren Kalotten vertreten, während die andern zwei Kerne Nr. 2 und 3 mit tiefer liegenden und daher cylindrischen Stücken figurieren. Die genaue Rekonstruktion der Embryosackanlage ergab, daß der Kern Nr. 1 noch um einen kleinen Betrag tiefer geschnitten wurde, wie der Kern Nr. 4.



Textfig. *b*.

Obenstehende Textfig. *a* soll den Schnitt durch die vier Kerne von der Kante wiedergeben, wobei der gestrichelte Streifen die relative Schnittdicke repräsentieren mag und in Textfig. *b* sind die durch diesen Schnitt aus den Kernen entfernten Teile von der Kante dargestellt, während wir sie in Fig. 1, Taf. XXIII, von der Fläche sehen.

Wenn nun eine Kernmembran tatsächlich existiert, so sollte man sie auf den Schnitten durch die Kerne 1 und 4, ganz besonders auf dem letzteren gut sehen. Es ist jedoch das Gegenteil der Fall. In Wirklichkeit sieht man im vorliegenden Präparat nur die Grenzen der Kerne Nr. 2 und 3 einigermaßen sicher; der Kern Nr. 1 setzt sich nur sehr

undeutlich gegen das Cytoplasma ab und die Grenze des Kernes Nr. 4 aufzuzeigen, ist eine reine Unmöglichkeit. Allerhöchstens beobachtet man, daß die Elemente des spärlich vorhandenen Basichromatins in der Umgebung des Nucleolus Nr. 4 etwas dichter stehen, vielleicht auch um einen Gedanken stärker sind, wie in größerer Entfernung vom Kernkörperchen, sonst aber nimmt auch die beste Linse nichts wahr, was uns erlauben würde, eine Kerngrenze abzustecken. Hätte der Schnitt nicht zufällig den Nucleolus getroffen, niemand würde an der Stelle, wo das Kernkörperchen Nr. 4 steht, den Schnitt durch einen Nucleus vermuten. Die Ausflucht, die Kernmembran sei hier eben »achromatisch« und deshalb von der Fläche nicht gut sichtbar, verfängt im vorliegenden Falle nicht mehr, da ja auch das »Achromatin« gefärbt ist. Noch ein anderer Faktor ist in meinen Schnitten durch das Archespor von *Lilium croceum* ausgeschaltet, der unter Umständen bei der Entscheidung, ob eine Kernmembran vorhanden sei oder nicht von recht großer Bedeutung sein kann. Wenn nämlich, was ja bei vegetativen Zellen immer der Fall ist, der Kern prall gefüllt ist mit Basichromatin, so könnte dieses infolge seiner intensiven Grünfärbung die Färbung der Kernmembran eventuell verdecken und dies wäre gerade da am ehesten möglich, wo die Kernkalotte geschnitten wurde, falls in diesem Schnitt neben der Membran auch noch tiefere Teile des Nucleus liegen. Es ist aber bereits darauf aufmerksam gemacht worden, daß in den vorliegenden generativen Zellen das Basichromatin sehr spärlich enthalten ist[1], zudem liegen die Elemente der letzteren im Kern so weit auseinander, daß die Tinktion der Kernmembran durch nichts beeinträchtigt wird. Es ergibt sich also, daß in dem Kernschnitt Nr. 4 der Fig. 1, Taf. XXIII, alle Bedingungen erfüllt sind, die uns eine Kernmembran deutlich machen könnten; aber gerade hier, wo wir sie am ehesten zu treffen meinen, ist ihre Abwesenheit mit aller Sicherheit festzustellen.

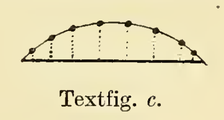
Auch die Kerngrenze der Nuclei Nr. 2 und 3 besteht durchaus nicht etwa aus einer doppelt konturierten Membran, sondern setzt sich ganz deutlich aus mehr oder weniger dicht aneinander gereihten basophilen Körnchen zusammen, die, sobald an irgendeiner Stelle diese Hinter- und Nebeneinanderreihung einen beträchtlichen Betrag erreicht, das Bild einer zusammenhängenden Membran vortäuschen.

Die am Schnitt der Fig. 1 (Faf. XXIII) gemachten Beobachtungen

[1] In den Fällen, wo das Basichromatin im Kern nur spärlich enthalten ist, sieht man die inneren Kernbrücken (Nucleolarfortsätze) besonders deutlich (s. Fig. 1, Taf. XXIII, Kern Nr. 2).

stehen also mit der Annahme einer Kernmembran keineswegs in Einklang und sie lassen sich wohl kaum anders erklären, als wie ich es in den »Beiträgen« bereits versucht.

Schon oft wurde darauf aufmerksam gemacht, daß sich die basichromatischen Elemente im Kern besonders peripher anzuordnen beginnen. Projizieren wir nun diese Körnchen in Textfig. *c*, also von der Oberfläche der Kernkalotte auf die Bildebene des Mikroskops, so werden in den kontinuierlichen Zusammenhang des Oxychromatins die einzelnen projizierten Basichromatinelemente nebeneinander zu liegen kommen; eine Projektion aufeinander oder in lückenlose Reihenfolge neben- und hintereinander wird um so weniger eintreten können, je peripherer der Schnitt durch den Nucleus geführt wird und je weniger basichromatische Elemente dieser enthält. Beiden Bedingungen trägt aber der Schnitt durch den Kern 4 in Fig. 1 möglichst Rechnung und wir beobachten denn auch wirklich nichts, was störend in die Kontinuität des Oxychromatins der Zelle eingreifen würde. Mit andern Worten: das Oxychromatin des Kernes geht direkt in dasjenige des Cytoplasmas über und weder eine rot gefärbte runde Fläche (bei »achromatischer« Membran) noch eine dunkel tingierte Kreislinie bei »chromatischer« Membran) stecken die Kerngrenze gegen den übrigen Zellleib ab. Allerhöchstens wird im Bereiche des Kernschnittes eine durch die Projektion bedingte relativ dichtere Stellung der Basichromatinelemente eintreten, wie wir es auch tatsächlich beim Nucleus Nr. 4 (Fig. 1) gesehen haben.


Textfig. *c*.

Liegt dagegen ein centraler Schnitt durch einen Zellkern vor, so ist dieser Schnitt ein kurzes Prisma, dessen Wandungen mehr oder weniger senkrecht stehen. Die Chromatinkörnchen dieser Wandungen werden nun durch die Projektion[1], welche sie bei der Besichtigung im Mikroskop auf die Bildebene erfahren, in eine mehr oder weniger kontinuierliche Kreislinie projiziert, die nun als Kontur den Nucleus zu begrenzen scheint (Kernschnitte Nr. 2 u. 3 in Fig. 1, Taf. XXIII). Werden zufällig viele solcher Körnchen lückenlos hintereinander projiziert, so erscheint auch der Kontur kontinuierlich und das wird besonders dann der Fall sein, wenn der Schnitt dick ist; in noch verschärftem Maße aber tritt die optische Täuschung ein, wenn sich die Grundsubstanz des chromatinreichen Nucleus beim Fixieren kontrahiert (der Kern also schrumpft), wodurch ursprünglich relativ weit

[1] Es wird, glaube ich, vielfach zu wenig darauf Rücksicht genommen, daß das mikroskopische Bild immer das Resultat einer Projektion auf eine Bildebene ist.

auseinander stehende Chromatinelemente gewaltsam einander genähert werden.

Da der Schnitt durch den Kern Nr. 1 (Fig. 1, Taf. XXIII) in der Höhe ungefähr die Mitte hält zwischen der Kalotte Nr. 4 und den centraleren Schnitten Nr. 2 und 3, so müßte nach dem oben Gesagten der Kontur des Kernes Nr. 1 deutlicher sein als derjenige des Nucleus Nr. 4, weniger deutlich dagegen als die Umrisse der Kernschnitte Nr. 2 und 3, was in dem Präparat wirklich tadellos gesehen werden kann.

2. Macro- und Micronucleus bei ciliaten Infusorien.

Auf S. 35, Anmerkung 2, der »Beiträge« gab ich der Vermutung Raum, daß sich die zwei Kerne der ciliaten Infusorien dem Ehrlich-Biondischen Farbstoffgemisch gegenüber ganz analog verhalten dürften wie die beiden Nuclei der Pollenkörner bei Pflanzen, daß nämlich der vegetative Kern (Macronucleus) vorwiegend Basichromatin, der generative (Micronucleus) dagegen vorwiegend Oxychromatin enthalte. Daß es mir sehr daran gelegen sein mußte, diese Vermutung zu prüfen, ist leicht einzusehen, ganz besonders der Konsequenzen wegen, die sich aus diesem Fall ziehen lassen müßten.

Schon längst[1] ist es mir bekannt, daß sich die generativen und vegetativen Zellen (bei Pflanzen sowohl wie bei Tieren) gewissen Farblösungen gegenüber durchaus verschieden verhalten, wobei allerdings von Pflanzen vorläufig nur Phanerogamen zur Untersuchung kamen; Mangel an Zeit hat mich bis jetzt daran gehindert, die Kryptogamen einem genaueren Studium in dieser Beziehung zu unterwerfen. — Wo immer generative Zellen z. B. mit dem Ehrlich-Biondischen Farbstoffgemisch in Berührung kommen, da verraten sie sich sofort durch ihren großen Reichtum an Oxychromatin. Auf diesen Punkt habe ich bereits auf S. 35 in meinen »Beiträgen« hingewiesen. Ob man Schnitte durch Antheren, fertige Pollenkörner, oder solche durch den Fruchtknoten nach Ehrlich-Biondi tingiert, immer gewahren wir in erster Linie den gewaltigen Unterschied im Oxychromatin des Cytoplasmas

[1] Ich darf vielleicht, angesichts gewisser unangenehmer Erfahrungen, die ich seit der Veröffentlichung meiner »Beiträge« habe machen müssen, darauf hinweisen, daß sich meine cytologischen Studien, über die ich in den »Beiträgen« und zum Teil im vorliegenden Aufsatz kurz referiert, auf volle 18 Jahre zurückerstrecken; ja, der Anstoß zu diesen Untersuchungen geht tatsächlich auf 1891 zurück, wo bei einer gewissen Gelegenheit die Nucleolen einiger Kerne einen derart nachhaltigen Eindruck auf mich machten, daß ich mich seither ihrem Banne nicht mehr entziehen konnte.

zwischen generativen und vegetativen Zellen. Der Klage der Botaniker, daß die Grenzen zwischen Archespor- und andern Zellen oft schwer festzustellen sei (siehe: OSTERWALDER, A., Beiträge zur Embryologie von *Aconitum Napellus* L. in Flora, 1898, Heft 3, S. 11—12) kann daher leicht abgeholfen werden[1]. Ich kann auch nicht glauben, daß der Protoplasmagehalt des Archespor und seiner Descendenten bei *Aconitum Napellus* — wie OSTERWALDER behauptet — gering sei; denn bei sämtlichen von mir bis jetzt untersuchten Pflanzen färbt sich das Cytoplasma der Zellen der Embryosackanlage in EHRLICH-BIONDIS Gemisch intensivst und sticht leuchtend rot von dem ganzen übrigen Gewebe des Fruchtknotens ab. Die Differenz in unsern Angaben ist wohl darauf zurückzuführen, daß sich OSTERWALDER solcher Tinktionsmittel nicht bediente, die auch das Cytoplasma färben.

Auch die Kerne der generativen und vegetativen Zellen sind — sofern wir vorläufig die Spermatozoiden und Antipoden außer Acht lassen — verschieden: Während die Nuclei der vegetativen Zellen pflanzlicher Gewebe prall gefüllt sind mit Basichromatin, ist letzteres bei generativen Kernen spärlich vertreten oder gar nicht mehr nachweisbar. Auf diesbezügliche Verhältnisse bei tierischen Geweben werde ich sofort zu sprechen kommen.

Bereits während der Drucklegung meiner »Beiträge« bemühte ich mich, Material herbeizuschaffen, an dem sich meine Voraussage, den Macro- und Micronucleus der ciliaten Infusorien betreffend, prüfen ließe, und es gelang mir auch tatsächlich, in den Kolonien von *Epistylis* den Macronucleus grün und den Micronucleus rot zu tingieren. In Fig. 2, Taf. XXIII, sind die beiden Kerne möglichst getreu abgebildet. Da mir aber von diesem Infusor nur Totopräparate zur Verfügung standen, konnte ich den kleinen, tief liegenden Micronucleus nicht genau genug verfolgen; insbesondere gelang es mir nicht, sicher zu entscheiden, ob die kleinen Kügelchen, die ich in der hellroten Grundmasse des Kleinkerns eingebettet fand, dunkelgrün, wie sie mir zeitweise erschienen, oder aber dunkelrot seien.

[1] Es muß zwar zugestanden werden, daß neben dem Archespor und seinen Descendenten auch andere Zellen des Fruchtknotens einen recht ansehnlichen Gehalt an Oxychromatin im Cytoplasma aufweisen können und sich demgemäß im EHRLICH-BIONDIschen Farbstoffgemisch ziemlich intensiv rot färben. Dahin gehören zunächst alle Zellen, die zu den Integumenten der sich bildenden Samenknospe gehören, ferner diejenigen Zellen, welche die Kanäle auskleiden, durch die die Pollenschläuche hinunterwachsen. Trotzdem ist es immer leicht, die Zellen der Embryosackanlage zu erkennen, selbst dann, wenn man von der Differenz in den Nuclei ganz absehen würde.

Bei den folgenden Untersuchungen, die ich speziell zum weiteren Studium der pflanzlichen und tierischen Nucleolen und ihrer Beziehungen zu den übrigen Zell- bzw. Kerninhalten, besonders zum Basichromatin, anstellte, bot sich mir eine ausgezeichnete Gelegenheit, die Lücke, von der ich soeben sprach, zu füllen.

Ungefähr 2 Stunden von Frauenfeld entfernt liegen drei, einst wohl zusammenhängende, jetzt aber getrennte kleine Seen, der Hüttwiler-, Nußbaumer- und Hasensee. Der Nußbaumersee ganz besonders ist reich an mächtigen Exemplaren von *Anodonta,* die ich mir nach Bedarf von dort hole. Über die Resultate meiner Untersuchung der männlichen und weiblichen Gonade dieser Muschel werde ich weiter hinten berichten. Zunächst interessieren uns hier die Kiemen. In ihnen wimmelte es nämlich nicht nur von den verschiedensten Entwicklungsstadien der *Anodonta*: In den Kiemengittern hatte sich auch ein großes Infusor gefangen, das dort, wie ich glaube, Jagd machte auf kleinere Infusorien, die in großer Zahl mit dem Atemwasser in die Kiemen der Muschel gedrungen waren. — In der mir zugänglichen Literatur über Protozoen finde ich das Infusor nirgends abgebildet und es ist mir daher bis zur Stunde nicht gelungen, das zierliche Geschöpf zu bestimmen. Offenbar gehört es in die Sippe der Paramaecien. Sollte es sich herausstellen, daß wir es mit einer neuen Art zu tun haben, so wird Herr Dr. Tanner von Frauenfeld, der das Material zu einer Monographie der oben genannten Seen sammelt, die genaue Beschreibung übernehmen; vorläufig habe ich in Fig. 3, Taf. XXIII, eine möglichst getreue Abbildung des lebenden Infusors in 420facher Vergrößerung gegeben.

Bei der Präparation der Kiemen von *Anodonta* verblieben natürlich auch die genannten Infusorien in den Kiemengittern zurück, wurden mit den Kiemen fixiert, geschnitten und gefärbt. Die Schnitte waren ganz vorzüglich geraten und in Ehrlich-Biondischer Lösung ausgezeichnet tingiert; wunderbar klar hoben sich Macro- und Micronucleus aus der fast ganz roten Schnittfläche durch das Infusor ab. Da uns hier nur die Kerne interessieren, gehe ich auch nur auf ihre Beschreibung ein.

Der Macronucleus, der schon im lebenden Tier gesehen werden kann, ist relativ sehr groß: etwa 30 μ lang und 20 μ breit (vgl. die Fig. 4, 5 u. 6, Taf. XXIII). Er ist in meinen Präparaten intensiv blaugrün gefärbt. In dieser Beziehung gibt die Fig. 5 den Farbenton besser wieder, wie die Fig. 4, deren Großkern etwas zu hellgrün geraten ist. Die Färbung mit Ehrlich-Biondischer Lösung ist so intensiv, daß

man erst nach längerer Beobachtung die vielen untereinander durch ein grünes Netzwerk verbundenen und dunkelgrün (bzw. dunkelblaugrün) gefärbten Chromatinkügelchen unterscheiden kann.

Sofort fallen dagegen intensiv rot gefärbte Kügelchen auf, die zu Dutzenden auf dem Schnitt durch den Großkern wahrnehmbar sind. Ich dachte zunächst an eine Projektion dieser Dinge aus dem Infusorienleib auf den Macronucleus; aber ich konnte mich gar bald definitiv davon überzeugen, daß sie dem Großkern selbst angehören:

1) Gehen die roten Kügelchen in der Projektion nirgends über die Konturen des Macronucleus hinaus.

2) Sieht man diese Elemente auch auf Schnitten durch den Macronucleus allein, d. h. auf Schnitten, die nur aus centralen Schichten des Großkerns bestehen. — Im ganzen Infusorienleib ist ferner nichts vorhanden, was an Intensität der Rotfärbung mit diesen Körnchen konkurrieren könnte. Diese Kügelchen sind daher Nucleolen, die in großer Zahl im ganzen Macronucleus vorhanden, unter Umständen in einem bestimmten Sinne angeordnet (Ring solcher Körnchen in Fig. 4), meistens aber gleichmäßig in der ganzen Masse des Macronucleus herum verteilt sind.

In den nach Ehrlich-Biondi-Heidenhain tingierten Präparaten kann man nicht erkennen, in welchem Zusammenhang diese Nucleolen mit den übrigen Kernbestandteilen des Macronucleus stehen. Die Annahme liegt allerdings nahe, daß auch diese Nucleolen in das Gerüst der oxychromatischen Grundsubstanz eingelagert sind; aber das Basichromatin ist so reichlich vertreten und so intensiv gefärbt, daß ich außer den Kernkörperchen keine rot gefärbten Strukturen im Macronucleus erkennen kann. Ich löste deshalb das Basichromatin in den Kernen einiger Schnitte mit 1%iger KOH auf und färbte die so vorbehandelten und sorgfältig ausgewaschenen Präparate nachträglich ebenfalls mit Ehrlich-Biondischer Lösung. Ließ ich die Objektträger mit den aufgeklebten Schnitten etwa 1 Stunde in der Lauge stehen, so waren nur noch da und dort Spuren von Basichromatin im Macronucleus vorhanden, während der weitaus größte Teil desselben verschwunden, d. h. aufgelöst war. Fig. 6 zeigt einen Macro- und Micronucleus nach dieser Behandlung. Die oxychromatische Grundsubstanz des Großkerns kommt nun deutlich zum Vorschein in Form eines dem Basichromatin konformen Netz- oder Wabenwerkes und in den Knotenpunkten dieses dichten Netz- oder Wabenwerkes erblickt man die oben genannten Nucleolen.

In der Fig. 6, Taf. XXIII, sieht man ferner sehr deutlich, wie die

oxychromatische Grundsubstanz des Macronucleus durch Kernbrücken, die wiederum rot gefärbt sind, kommuniziert mit dem Oxychromatin des Micronucleus. Auch auf andern Schnitten erkennt man zwar diese innigen Beziehungen zwischen den beiden Kernen (s. z. B. Fig. 4); in Fig. 6 kommen sie jedoch besonders deutlich zum Vorschein. Dieselbe Fig. 6 läßt auch erkennen, wie das Oxychromatin des Macronucleus mittelst der Kernbrücken in das Oxychromatin des Infusorienleibes übergeht, so daß auch hier die oxychromatische Grundsubstanz der Zelle durchaus kontinuierlich ist.

Wunderbar deutlich ist eine Kernbrücke des Macronucleus in Fig. 5, Taf. XXIII, zu sehen; sie ist mit »*br*« bezeichnet. Das innere, etwas erweiterte Ende dieser Struktur tritt zwischen basichromatischen Kügelchen des Kernes, also aus dem Oxychromatin desselben hervor, ganz so, wie ich es in den »Beiträgen« beschrieben habe. Das äußere, etwas verjüngte, dem Cytoplasma zugekehrte Ende aber ist diesmal nicht mit einem grünen, sondern mit einem dunkelroten Kügelchen oder Tröpfchen besetzt. Von diesem Ende der Kernbrücke sieht man ferner mit größter Deutlichkeit büschelartig oxychromatische Substanz und in ihr suspendierte dunkelrote Kügelchen abfließen, so daß meine auf S. 87 meiner »Beiträge« ausgesprochene Vermutung, die Kernbrücken möchten auch Oxychromatin von innen nach außen befördern, hier vollauf bestätigt wird.

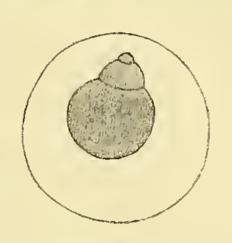
Bevor wir zur Besprechung des Micronucleus übergehen, möchte ich mir noch einige Bemerkungen erlauben, welche die Microtechnik betreffen.

Die Präparate, welche ich der vorliegenden Abhandlung zugrunde legte, sind sämtlich mit absolutem Alkohol fixiert. Ich gab indessen auch hier diesem Fixierungsmittel erst nach vielen vergleichenden Versuchen den Vorzug, wobei die Untersuchung lebenden Materials wiederum in den Vordergrund gestellt wurde: Keine einzige Zeichnung der Tafel XXIII wurde entworfen, bevor das lebende Objekt des genauesten untersucht war. Für die tierischen Präparate, die Kiemen, Eier und Spermatozoiden von *Anodonta* stand mir lebendes Material — wie schon oben gesagt — in Hülle und Fülle zur Verfügung, so daß dutzendfache Überprüfung der fixierten Infusorien und Geschlechtsprodukte vorgenommen werden konnte. — Bei diesen vergleichenden Untersuchungen gab mir nun der neutrale 100%ige Alkohol die befriedigendsten Resultate: Die mit diesem Mittel fixierten Präparate stimmten auffallend gut mit dem lebenden Ausgangsmaterial überein. Zur Bekräftigung dieser Behauptung möchte ich auf folgende Punkte hinweisen:

1) Im kleineren Teil des Nucleolus von *Anodonta* erkennt man bereits im lebenden Zustand der Eier in vielen Fällen eine kleine Vacuole; sie existiert in derselben Größe auch in meinen Alkoholpräparaten.

2) Schon der lebende Nucleolus von *Anodonta* zeigt deutliche Unterschiede in der Schärfe der Umrandung seiner beiden Teile; die Alkoholpräparate zeigen diese Differenz ebenfalls mit größter Deutlichkeit.

3) Nicht selten habe ich im lebenden Ei von *Anodonta* den Nucleolus aus drei Stücken zusammengesetzt gefunden, so, daß auf dem kleineren Teil desselben noch ein winziges Knöpfchen aufsaß, wie dies die nebenstehende Textfig. *d* zeigt. Diesen dreigeteilten Nucleolus aber fand ich im fixierten Material bis jetzt nur in den Alkohol-Präparaten wieder (s. Fig. 12, Taf. XXIII). Auch Obst (Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoiden, Leipzig 1899), der sich zum Fixieren des Sublimats bediente, bildet diese Sorte von Nucleolen nirgends ab, und doch habe ich sie bei *Anodonta* so oft gesehen, daß sie vermutlich auch bei *Unio* vorkommt[1].



Textfig. *d*.

4) Im lebenden Ei von *Anodonta* erkennt das geübte Auge mit Sicherheit die Kernbrücken, die vom kleineren Abschnitt des Nucleolus in den Kern radienförmig ausstrahlen: Die Alkoholpräparate rekapitulieren die Erscheinung in aller Schärfe. — Es darf jedoch nicht verschwiegen werden, daß man diese Gebilde auch in Schnitten mit Sublimat fixiert, wahrnehmen kann, trotzdem weder Obst (loc. cit.) noch ich (Eibildung und Furchung bei *Cyclas cornea* Lam., Diss. Jena 1893) darauf aufmerksam machten. Sie sind jedoch in den Alkoholpräparaten erheblich deutlicher zu sehen. Dennoch wundert es mich, daß ich seinerzeit bei der Untersuchung der Gonaden von *Cyclas cornea* Lam. achtlos an dieser Erscheinung vorbei ging, die, wie ich mich an den alten *Cyclas*-Präparaten nachträglich überzeugen konnte, bei gehöriger Aufmerksamkeit auch dort hätte gesehen werden können.

5) Im größeren Teil des Nucleolus der Eier von *Anodonta* gewahrt man bei verschiedenen Methoden ein zartes Netz mit Verdickungen in den Knotenpunkten (diese Verdickungen sind schon im lebenden Zustande der Zelle als stark lichtbrechende Körnchen zu sehen). Weitaus

---

[1] Schon Flemming macht darauf aufmerksam, daß an der kleineren Kugel (des Nucleolus) zuweilen noch ein kleineres Buckelchen hänge (W. Flemming, Über die ersten Entwicklungserscheinungen am Ei der Teichmuschel. Schultze, Arch. mikr. Anat. Bd. X).

am klarsten erkennt man nun diese netzförmigen Strukturen nach Alkoholfixierung, während ich sie z. B. in Sublimatpräparaten erst mit vieler Mühe auffand, nachdem mich die Alkoholpräparate darauf aufmerksam gemacht hatten. In meiner Untersuchung über die Eibildung von *Cyclas cornea* Lam. (Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXVIII) sind nur die Körnchen verzeichnet (Fig. 3, 10*a*, 10*b*, 10*c*, u. 12, Taf. XI); auch Obst (Unters. über d. Verh. d. Nucleolen bei d. Eibildung einiger Mollusken und Arachnoiden, 1899) bildet in seinen Fig. 25 und 26, Taf. XII, nur zusammenhangslose Körnchen ab, während ihm das diesen Körnchen zugrunde liegende Netz ebenfalls entgangen zu sein scheint; in beiden Fällen wurde Sublimat als Fixierungsmittel verwendet.

6) Vorzuziehen ist der absolute Alkohol andern Flüssigkeiten — z. B. auch dem Formaldehyd, dessen Brauchbarkeit als Fixierungsmittel ich nicht leugne — besonders auch deshalb, weil die Tingierbarkeit der Alkoholpräparate mit allen möglichen Farbstoffen eine ausgezeichnete ist. Auf diesen Punkt habe ich bereits in meinen »Beiträgen« hingewiesen.

Allerdings kam bei der Fixierung der Eier von *Anodonta* auch eine unangenehme Wirkung des Alkohols zum Vorschein: Die Nucleolen wurden außerordentlich hart[1] und widerstanden nicht selten dem Messer, d. h. wurden beim Schneiden des Materials gelegentlich aus dem Kern in die Zelle hinübergerissen, ja sogar aus dieser entfernt, wobei eine lange Bahn durch den Schnitt den Weg, den das Kernkörperchen genommen, bezeichnete.

Trotzdem ich auf diese Weise eine ansehnliche Zahl von Schnitten einbüßte, ging ich von der Fixierung mit absolutem Alkohol nicht ab, weil mir die Vorteile, die er aufwies, die Nachteile, die er mit sich brachte, zu überbieten schienen. Es muß jedoch ergänzend beigefügt werden, daß sich diese Unannehmlichkeit erst beim reifen *Anodonta*-Ei bemerkbar macht, dessen Nucleolus, so zu sagen, nur noch aus dem großen erythrophilen Teil des vorher doppelten Kernkörperchens besteht, während der doppelte Nucleolus jüngerer Eier durch das Messer sehr viel seltener disloziert wird.

Das Studium der Kerne ciliater Infusorien hat mir ferner wiederum die Brauchbarkeit des Tinktionsverfahrens nach Ehrlich-Biondi-Heidenhain bewiesen. Das Ehrlich-Biondische Farbstoffgemisch ist allen mir bis jetzt bekannt gewordenen Flüssigkeiten und Gemischen

---

[1] Auch pflanzliche Gewebe werden oft sehr hart, ebenso Eier (Fischeier) usw

unbedingt überlegen. Dabei ist seine Anwendung relativ einfach und der Erfolg — wenigstens bei Alkoholfixierung oder bei CARNOYS Gemisch — durchaus sicher. Mir ist in den letzten 2 Jahren, in denen ich beinahe ausschließlich nach EHRLICH-BIONDI-HEIDENHAIN gefärbt, nicht ein einziges Präparat mißlungen und man sollte endlich den Vorwurf, das Verfahren sei schwierig, fallen lassen, denn er beruht nicht auf genauer Kenntnis der Methode. Anderseits möchte ich ausdrücklich hervorheben, daß technische Schwierigkeiten zur Ablehnung einer Methode überhaupt nicht berechtigen, falls letztere mehr leistet, als die bisher gebräuchlichen Verfahren. Und die Resultate übertreffen wirklich alles, was ich bis jetzt an Differenzierung der Gewebe und Zellbestandteile durch andere Färbemittel gesehen habe. Es wird ja allerdings behauptet, die Präparate mit EHRLICH-BIONDIscher Lösung gefärbt, hätten keinen langen Bestand, d. h. sie blassen allmählich ab. Gegenwärtig ist es mir noch nicht möglich, über die Berechtigung dieses Vorwurfes ein definitives Urteil zu fällen, da meine ältesten Schnitte, die nach EHRLICH-BIONDI tingiert sind, erst $3^1/_2$ Jahre alt und noch gut erhalten sind. Ob sie aber später doch an Intensität der Färbung verlieren werden, kann ich nicht sagen. Aber selbst dann, wenn dies zutreffen würde, könnte man der Methode — meiner Ansicht nach — deswegen keinen berechtigten Vorwurf machen, und ihre Anwendung sollte darunter nicht leiden. Man verlangt doch vom Chemiker auch nicht, daß er die Produkte der im Reagenzglas oder sonstwo ausgeführten Reaktionen aufbewahre, um sie Interessenten zu jeder beliebigen Zeit wieder vorweisen zu können; er würde diese Forderung selbst dann ablehnen, wenn das Reaktionsprodukt unbegrenzten Bestand hätte. Nicht das ist die Hauptsache, daß wir z. B. das durch Reduktion aus Chromtrioxyd (CrO_3) entstandene Chromsesquioxyd (Cr_2O_3) aufbewahren und immer wieder vorzeigen können, sondern daß ein anderer den Prozeß nachzumachen imstande ist und sich persönlich davon überzeugen kann, daß der beschriebene Vorgang unter bestimmten Bedingungen sich tatsächlich abspielt.

Jedem Chemiker ist z. B. die Zersetzlichkeit der aus CrO_3 und H_2O_2 entstandenen blauen Substanz (Perchromsäure) bekannt, die selbst in ätherischer Lösung kaum mehr als einige Stunden Bestand hat; aber kein Chemiker denkt daran, diese Methode, mit der er Chromsäure nachweist, zu verlassen. Wer sich über diese Reaktion ein Urteil bilden will, dem genügt es sowieso nicht, daß wir ihm bloß die tiefblaue ätherische Lösung der Perchromsäure demonstrieren; er wird vielmehr verlangen, den Vorgang selbst ausführen zu können. Hat er zur

Kontrolle keine Zeit, so muß er eben seinem Gewährsmann glauben, selbst dann, wenn er das fertige Reaktionsprodukt wirklich gesehen hat. Er wird ihm glauben müssen, bis es ihm gelingt, den chemischen Vorgang nachzumachen und es schadet nichts, wenn in der Zwischenzeit dann und wann der Gedanke bei ihm auftaucht, jene Autorität könnte sich optima fide getäuscht haben. Auch die Unbeständigkeit der verdünnten Lösung, die ich übrigens nicht zugeben kann, wird dem Ehrlich-Biondischen Tinktionsverfahren zum Vorwurf gemacht. Als ob die berühmte Fehlingsche Lösung des analytischen Chemikers beständig wäre! Und ist nicht auch die Lösung des Kaliumpyrostibiates (die zur Nachweisung des Natriums auf nassem Wege dient) so unbeständig, daß das Reagens immer frisch präpariert werden muß, wenn man sich seiner bedienen will? usf.

Ich fürchte, annehmen zu müssen, daß meine Auseinandersetzungen in den Augen vieler Mikroskopiker einen ketzerischen Beigeschmack bekommen, und besorgt schaut wohl der eine oder andere auf seine Mappenhaufen, in deren bleibenden Wert er bis jetzt nie einen Zweifel gesetzt. Aber ich habe nicht an das Material für Lehrzwecke gedacht, sondern lediglich an dasjenige für die Bedürfnisse des Forschers. Der Lehrer mag sich immerhin einen »eisernen Bestand« an sogenannten »Dauerpräparaten« anlegen, dem er je nach Bedarf die Objektträger behufs Demonstration entnimmt; für den Forscher aber verlieren selbst die schönsten Präparate ihren Wert, sobald er sie wissenschaftlich verarbeitet hat. Für meine »Beiträge« studierte ich rund 150 000 Serienschnitte; dadurch, daß ich über meine Erfahrungen und Beobachtungen an diesen Präparaten Bericht erstattet, ist dieses Material in einem gewissen Sinne für mich erledigt. Selbst dann, wenn ich in den Fall kommen sollte, aus irgendeinem Grunde meine eigenen Untersuchungen kontrollieren zu müssen, so würde ich mich hierzu nicht mehr der alten Präparate bedienen — ich habe ja in zum Teil 18jährigem Umgange mit ihnen zur Genüge gehört, was sie mir zu erzählen wußten — sondern ich würde unverzüglich andere, neue Schnitte, vielleicht sogar derselben Provenienz, herstellen, um zu erfahren, ob mich die andern nicht getäuscht.

Für den Fall aber, daß neue Aufgaben gestellt werden, daß man das in einer bestimmten Richtung untersuchte Material nach andern Gesichtspunkten wiederum zu durchforschen beginnt, muß ich erst recht neue Präparate verlangen, Präparate, die sich der neuen Situation anpassen, die nach Methoden behandelt sind, welche den veränderten Bedürfnissen Rechnung tragen. Nicht die Zahl und Dauerhaftigkeit

der Präparate ist in diesem wissenschaftlichen Betrieb ausschlaggebend: Hauptsache ist und bleibt die Methode, die bei der Erforschung des Mikrokosmos eine vorwiegend chemische sein muß. Je besser sie differenziert, je empfindlicher und charakteristischer sie ist, desto verwendbarer wird sie sein. — Wir fordern vom Optiker fortwährend bessere und stärkere Linsen, ohne daß eigentlich zurzeit ein dringendes Bedürfnis nach Verbesserung unsrer Instrumente vorläge. Und schließlich muß einmal die wunderbarste Technik versagen; denn in den molekularen Bau der Materie dringt wohl kaum je das Auge einer Linse. Vergessen wir dagegen nicht, daß der Chemiker mit seiner scheinbar groben Methodik die molekulare Struktur der kompliziertesten Körper zu erforschen, ja die Verkettung der Atome und ihre gegenseitige Anlagerung im Raume zu erkennen vermag.

Daß wir uns beim Studium des zellulären Chemismus nicht auf ein Reagens allein oder auf eine Art von Reagentien bloß verlassen dürfen, ist eigentlich selbstverständlich. Und doch stützten sich die Resultate der Färbetechnik in unsrer Microchemie bisher fast ausschließlich auf die Anwendung lediglich basischer Farbstoffe, die wir den Zellbestandteilen oft förmlich aufdrängten. Daß bei einem solch einseitigen und analytisch ungenügenden Verfahren, bei dem der Protoplast nicht selten — man möchte fast sagen mit dem Pinsel gewaltsam angestrichen wurde, vor allem der Begriff »Chromatin« ein sehr unsicherer werden mußte, ist kaum verwunderlich. Wir kommen denn auch mit dem herkömmlichen Begriff »Chromatin« nachgerade nicht mehr aus und es ist die höchste Zeit, diesen Begriff chemisch zu fassen und zu präzisieren. Ein Reagens auf »Chromatin« kennen wir nun allerdings nicht und ein solches wird es überhaupt nicht geben, da der morphologische Begriff Chromatin, wie er bis jetzt üblich war, zu verschiedene Dinge unter seinem Namen vereinigte.

Dagegen verfügen wir bereits — worauf schon Zacharias hingewiesen — über Mittel, um eine besondere basophile Gruppe dieser »Chromatine«, nämlich die Kernnucleine mit einiger Sicherheit nachzuweisen. Allerdings ist auch »Nuclein« ein Sammelname und umfaßt eine Reihe verschiedener Körper, die als saure Nucleinstoffe ohne Zweifel in vielen Fällen einen Hauptteil des Chromatingerüstes des Zellkernes ausmachen; aber ob dies Nucleoproteide oder Nucleine im engeren Sinne oder gar freie Nucleinsäuren sind, läßt sich vorläufig weder chemisch noch mikroskopisch entscheiden; denn Säuren sind die Nucleoproteide und Nucleine sowohl wie die Nucleinsäure. Immerhin ist diese Gruppe von »Chromatinen« der chemischen Deutung

erheblich näher gerückt und sehr viel einheitlicher als das, was wir bis jetzt meist als »Chromatin« bezeichnet haben und teilweise noch bezeichnen.

Solche chemische Differenzen, wie sie in der Gruppe der basophilen Nucleine, anderseits aber auch zwischen den oxyphilen Substanzen der »Oxychromatine« bestehen, kann natürlich das Verfahren nach EHRLICH-BIONDI-HEIDENHAIN nicht mehr entdecken. Es ist also keineswegs etwa ein Universalmittel beim Studium cellulärer Bestandteile und cellulärer chemischer Vorgänge, sondern ein Gruppenreagens, das uns die Inhaltsbestandteile einer Zelle mindestens in zwei meist scharf auseinanderzuhaltende Gruppen scheidet. Die EHRLICH-BIONDIsche Lösung erinnert mich etwa an die Rolle, die der H_2S im analytischen Laboratorium des Chemikers spielt: Das S-Jon des H_2S scheidet die Kationen in die bekannten drei Gruppen und ermöglicht uns damit den ersten und wichtigsten Schritt in der Individualisierung und Charakterisierung der Kationen.

Aber der Chemiker weiß, daß ihn der H_2S unter Umständen im Stiche läßt; denn das auf die (Schwer-) Metall-Jonen sonst untrüglich hinweisende S-Jon der H_2S-Lösung kann versagen, wenn das Metall in einem sogenannten »complexen« Salze vorliegt. Ebenso weiß der Analytiker, daß er sich zur weiteren Untersuchung jener drei Gruppen nun nicht mehr des H_2S bedienen kann, sondern daß er zu diesem Zwecke weitere Reagentien zur Stelle schaffen muß, die entweder den H_2S ersetzen oder ihn doch mindestens unterstützen.

Es wird uns also, von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet, auch nicht Wunder nehmen, wenn das EHRLICH-BIONDIsche Gemisch unter Umständen im Stiche läßt und chemische Differenzen nicht wahrnimmt, wo doch solche — und in erheblichem Maße sogar — vorhanden sind, Differenzen übrigens, deren Demonstration, wie wir meinen, im Machtbereich dieses Färbemittels liegen sollten. Bekanntlich sind die Nucleolen der Najaden- und Unionideneier usw. meist doppelt, wie dies auch die Fig. 8, Taf. XXIII, zeigt. Wir werden nun sehen, daß sich die zwei Teile dieser Nucleolen verschiedenen chemischen Einwirkungen gegenüber ganz verschieden verhalten — was ja zum Teil v. HESSLING schon bekannt war —, daß sie also chemisch verschieden sind. Dem EHRLICH-BIONDIschen Farbstoffgemisch entgeht indeß diese chemische Differenz: Beide Teile sind (s. Fig. 8) annähernd gleich gefärbt und erst nach längerer aufmerksamer Beobachtung nimmt man wahr, daß der kleinere Abschnitt etwas dunkler rot tingiert ist, wie

der größere und daß auf dem Schnitt Körnchen von dunkel- bis schwarzroter Färbung liegen.

Mit andern Worten: Ehrlich-Biondis Lösung registriert beide Nucleolarabschnitte und ihre Inhalte als oxyphil und deutet nur unmaßgeblich, durch das Auftreten von Nüancen an, daß hier möglicherweise recht beträchtliche Unterschiede verborgen sein könnten. Auf Mischfärbungen läßt sich aber begreiflicherweise nicht abstellen, sofern es nicht durch einwandfreie Methoden gelingt, die Mischfarben in ihre Komponenten zu zerlegen.

Zunächst wird man nun daran gehen, in Erfahrung zu bringen, ob überhaupt die vermutete Differenz besteht oder nicht und — wie bei analytischen Arbeiten — dasjenige Reagens ausfindig zu machen suchen, das uns die Unterschiede am besten verdeutlicht. Das hat ja z. B. auch Obst getan (Untersuchungen über d. Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoiden. Diese Zeitschrift, Bd. LXVI, Heft 2), als ihm die Biondische Lösung, »von der er aus verschiedenen Gründen gute Resultate erwartete«, solche doch nicht lieferte. Leider hat dann aber Obst definitiv auf das Ehrlich-Biondische Gemisch und damit auch auf das Auffinden einer Ursache verzichtet, die seinen hübschen tinktionellen Resultaten zugrunde liegen muß.

Da ich bei Färbung in Ehrlich-Biondi in den dunkel- bzw. schwarzroten Partien der beiden Nucleolarteile eine Aufeinanderlagerung von Grün auf Rot vermutete, versuchte ich weiterhin die Farbstoffgemische Fuchsin-Methylenblau (nach Ehrlich) und Eosin-Methylenblau (neutral, nach Laurent) und erhielt, wie die Fig. 11, 12 u. 13 der Taf. XXIII beweisen, ganz ausgezeichnete Resultate. Besonders schön differenziert Fuchsin-Methylenblau, durch das der eine Nucleolarabschnitt tiefblau, der andere aber leuchtend rot gefärbt wird.

Nunmehr tritt die Aufgabe an uns heran, der wirklich vorhandenen färberischen Differenz auch chemisch auf die Spur zu kommen und ich griff, aus leicht ersichtlichen Gründen, wieder zum Ehrlich-Biondischen Gemisch, das ich nun aber in Kombination mit andern Chemikalien, besonders nach der Einwirkung verdünnter Säuren, verdünnter Alkalien und der Pepsin-Salzsäure in Anwendung brachte. Ich bediente mich allerdings hier auch etwa des Methylgrüns allein; aber da durch Ehrlich-Biondis Lösung, besonders in schwierigeren Fällen, die Übersicht und Orientierung auf dem Objektträger oft besser gelingt, wie mit bloßem Methylgrün, habe ich ersterem, wie gesagt, nicht selten den Vorzug gegeben.

Das Ehrlich-Biondische Farbstoffgemisch entspricht momentan unsern analytischen Bedürfnissen auf dem Gebiete der Microchemie entschieden und aus verschiedenen Gründen am besten:

1) Weil die Zellen, bzw. die Gewebe die Gelegenheit haben, aus sehr verdünnten Farbstofflösungen nach ihrem chemischen Bedürfnis auszulesen;

2) weil es innerhalb gewisser Grenzen vorzüglich differenziert, besonders aber deshalb, weil es

3) bei richtiger Verwendung kraft seines Gehaltes an Methylgrün als ein Reagens auf die »Nucleine« (im weiteren Sinne) angesehen werden kann.

Bei Alkoholfixation hat mir das Gemisch — wie früher schon betont — noch nie versagt und wenn z. B. Mayer in dem bekannten Werke »Grundzüge der mikroskopischen Technik« (2. Aufl., S. 215) darauf aufmerksam macht, daß unter Umständen die Kerne das Methylgrün nicht annehmen, so kann sowohl die Fixation wie der Umstand daran Schuld sein, daß die betreffenden Kerne gar kein Nuclein enthalten. Daß diese Kerne mit dem konzentrierten Gemisch oder mit Hämalaun sich doch färben, ist kein Kriterium für die Anwesenheit wirklicher Nucleine.

Bereits in meinen »Beiträgen« hatte ich Gelegenheit zu zeigen, wie das Ehrlich-Biondische Gemisch uns gelegentlich Zellbestandteile, z. B. Nucleolen, zeigt, die wir sonst nicht zu unterscheiden imstande wären und die Macronuclei der ciliaten Infusorien bestätigen jene Erfahrungen: Die zahlreichen, intensiv rot gefärbten kleinen Nucleolen der Großkerne würden wir mit andern Farbstoffen entweder vergeblich suchen oder doch nicht in der Klarheit zu Gesicht bekommen, wie dies in den Fig. 5 und 6 der Taf. XXIII, die den Präparaten genau entsprechen, der Fall ist. Wundervoll differenziert sind ferner die Spermatozoiden von *Anodonta* (Fig. 22, Taf. XXIII): Wer die prächtig grün gefärbten Partien der Spermaköpfe und daneben die intensiv rot gefärbten kleinen seitlichen Teile sowie das leuchtend rote Knöpfchen hinter dem Spermakopf gesehen, der konnte diesem Bilde die Bewunderung und dem Farbstoffgemisch die Anerkennung für scharfe Differenzierung nicht versagen[1]. —

In einer runden Vertiefung des Macronucleus sitzt nun bei unserm Infusor Fig. 3, der Micronucleus. Seine Substanz besteht zum größten Teil aus Oxychromatin und es gewährt einen außerordentlich hübschen Anblick, wenn man das kleine rote Kügelchen in der intensiv

[1] Die Präparate, auf welche sich die vorliegende Abhandlung stützt, wurden der am 27. und 28. Dezember 1910 in Bern tagenden schweiz. zool. Gesellschaft vorgelegt.

grünen Masse des Großkerns eingebettet sieht. Übrigens scheint mir das Rot des Micronucleus einen leichten Stich ins braunrot zu besitzen, wie dies in der Fig. 4 und 7, Taf. XXIII, ziemlich gut wiedergegeben ist. Ob jedoch diese Nuancierung in der chemischen Natur des Kleinkerns begründet ist oder irgendeinem Zufall zugeschrieben werden muß, kann ich jetzt noch nicht entscheiden.

Schon in den Toto-Präparaten von *Epistylis* beobachtete ich dunkel tingierte Körnchen in der roten Substanz des Micronucleus (s. Fig. 2); ich konnte jedoch hier nichts Genaueres über die wirkliche Tinktion dieser Inhaltsbestandteile erfahren. In den Schnitten durch das Infusor Fig. 3, jedoch tritt ihre Färbung sehr deutlich hervor: Die Körnchen sind grün und zwar so sicher, wie es die Fig. 4 und 5 oder 7, wo ich einen Micronucleus etwas stärker vergrößert gezeichnet, angeben. Ihre Substanz besteht also aus Basichromatin. Aber auch hier sitzt das Basichromatin auf oxychromatischer Unterlage; wenn nämlich die Präparate mit 1%iger KOH vorbehandelt werden, so sind nach der Färbung mit Ehrlich-Biondis Gemisch keine grünen Körnchen mehr zu sehen und die ganze Schnittfläche des Micronucleus ist rot. Dagegen kann man auf so behandelten Schnitten oft noch ganz deutlich die Stellen erkennen, wo die basichromatischen Elemente des Micronucleus ursprünglich saßen; denn diese Partien sind nach kurzer Behandlung mit verdünnten Alkalien gelegentlich noch etwas dunkler rot, wie die übrigen Teile des Kleinkerns (Fig. 6, Taf. XXIII).

Aus den Präparaten geht ferner hervor, daß die oxychromatische Grundsubstanz des Micronucleus mit derjenigen des Macronucleus durch Kernbrücken in Verbindung steht, wie das die Fig. 4 und 5 der Taf. XXIII bereits zeigen; ganz besonders deutlich werden diese Strukturen in Fig. 6. Aber auch mit dem Oxychromatin des Zellleibes steht dasjenige des Micronucleus in direkter Kommunikation, was besonders hübsch beim Kleinkern von *Epistylis* (Fig. 2) beobachtet werden kann.

Beiläufig bloß möchte ich bemerken, daß mir gelegentlich Individuen des Infusors Fig. 3 mit zwei vollkommen ausgebildeten Großkernen, anderseits aber auch solche mit einem Macronucleus aber zwei Kleinkernen (Fig. 22) zu Gesicht kamen.

Die beiden Kerne des Infusors Fig. 3 wurden nun auch der Einwirkung des künstlichen Magensaftes ausgesetzt. Ich bezog das käufliche Pepsin-Glyzerin von der Firma Dr. Grübler-Leipzig und verdünnte die Stammlösung mit dem dreifachen Volumen 0,2%iger Salzsäure. Die Präparate (in absolutem Alkohol fixiertes Material) unterlagen der Einwirkung dieser Mischung im Minimum 1 Stunde, im

Maximum einen Tag und zwar sowohl bei Zimmertemperatur als bei 30—40°. Nachher wurden die Objekte gründlich gewaschen und in Ehrlich-Biondis Gemisch gefärbt. Der Effekt war im Prinzip in allen Fällen derselbe: Der Macronucleus färbte sich grün, aber heller als in den Fig. 4 und 5; die Tinktion wird durch die Fig. 22 ziemlich genau wiedergegeben. — Die hellere Färbung des der künstlichen Verdauung ausgesetzten Macronucleus ist ganz, oder doch in erster Linie auf die Entfernung des Oxychromatins zurückzuführen, auf dem das Basichromatin vorher saß. Von dieser oxychromatischen Unterlage ist nichts mehr zu sehen; auch die zahlreichen Nucleolen, auf die ich oben aufmerksam machte (s. Fig. 4 u. 5) sind vollständig verschwunden. Entfernt ist auch das Oxychromatin des Micronucleus, während die kleinen basichromatischen Kügelchen des Kleinkerns übrig bleiben (Fig. 22). Ob durch die künstliche Verdauung auch Basichromatin entfernt wurde, kann ich nicht sagen; doch glaube ich nicht, daß dies in nennenswertem Maße erfolgte, sonst würden voraussichtlich die zum Teil winzigen grünen Kügelchen der Micronuclei nach Einwirkung der Pepsin-HCl kaum mehr existieren. Nach der künstlichen Verdauung beobachtet man ferner nicht nur den Zusammenhang zwischen den einzelnen basichromatischen Elementen des Micronucleus besser, wie vorher: In verschiedenen Fällen sah ich nach der Einwirkung der Pepsin-HCl entschieden mehr Basichromatin, wie vor der Verdauung. Offenbar war vorher ein Teil des Basichromatins von Oxychromatin verdeckt.

Die Untersuchung des Infusors der Fig. 3 bestätigt also durchaus meine auf S. 35—36 (Anmerkung) der »Beiträge« ausgesprochene Vermutung über das tinktionelle Verhalten von Macro- und Micronucleus ciliater Infusorien im Ehrlich-Biondischen Farbstoffgemisch.

Ein Kern von den Dimensionen des Macronucleus der Fig. 4 und 5, Taf. XXIII, sollte, meiner Meinung nach, auch eine Membran besitzen, die ohne Schwierigkeit zu sehen wäre, falls sie überhaupt existierte. Ich habe diesem Punkt auch hier große Aufmerksamkeit geschenkt und viel Zeit gewidmet; aber ich machte genau dieselbe Erfahrung, wie in der eingangs erwähnten Untersuchung über die Membran der Archespor-Zellen von *Lilium croceum*: Je klarer die Präparate und je günstiger die Verumständungen zur Sichtbarmachung einer Kernmembran sind, desto besser erkennen wir ihr Fehlen. Auch im vorliegenden Falle wird der aufmerksame Beobachter sehr bald von der völligen Abwesenheit einer Kernmembran überzeugt; er sieht die das Oxychromatin dicht deckenden basichromatischen Kügelchen direkt an den mehr oder weniger breiten Hof grenzen, beobachtet an der

Kernperipherie die vielen Unterbrüche in der oft scheinbar kontinuierlichen Reihenfolge grüner Körnchen und sieht zwischen den letzteren in großer Zahl die Kernbrücken den Hof durchziehen und sich außerhalb desselben verzweigen, genau so, wie ich es bereits in den »Beiträgen« für eine große Zahl andrer Kerne beschrieben habe. —

Die Tatsache, daß der Macronucleus der ciliaten Infusorien, als Stoffwechselkern, prall gefüllt ist mit Basichromatin, während dem Micronucleus, als generativem Kern, nur ein bescheiden Teil dieser Substanz anvertraut wird, möchte ich nun andern Beobachtungen an die Seite stellen, auf die schon in den »Beiträgen« hingewiesen wurde.

Im Speziellen handelt es sich hier zunächst um den hübschen Fall, der in den Fig. 60, 61, 78 und 79 der Taf. II dargestellt wurde: Die vegetativen Kerne der Pollenkörner stehen in einem ganz ähnlichen Verhältnis zu den generativen Kernen, wie die Macronuclei zu den Kleinkernen bei den ciliaten Infusorien; während sich die vegetativen Kerne der Pollenkörner in Ehrlich-Biondis Gemisch intensiv grün färben, überwiegt das Oxychromatin in den generativen Kernen weitaus:

Macronucleus und vegetativer Kern des Pollenkorns erscheinen in meinen Präparaten grün;

Micronucleus und generativer Kern des Pollenkorns dagegen rot.

Der Stoffwechselkern der Infusorien und der vegetative Kern der Pollenkörner, der das Wachstum des Pollenschlauches beherrscht, zeichnen sich also übereinstimmend durch die Anwesenheit großer Mengen von Basichromatin aus, so daß der Gedanke, das Basichromatin stehe in innigster Beziehung zu den vegetativen Vorgängen des Stoffwechsels und des Wachstums, hier schon sehr nahe liegt.

Die Affinität dieses Basichromatins zu basischen Farbstoffen (Methylgrün usw.), seine Unlöslichkeit in verdünnten Säuren (0,1% HCl, 0,2% HCl, 1% Essigsäure, 10% Essigsäure), seine leichte Löslichkeit in verdünnten Alkalien (1% KOH usw.) und endlich seine Unverdaulichkeit in künstlichem Magensaft stellen es zu den Nucleinen. Über die chemische Zugehörigkeit der Oxychromatine habe ich bis jetzt keine sichere Auskunft erhalten können, trotzdem es an mannigfachen Versuchen in dieser Beziehung nicht fehlte[1].

3. Beobachtungen an pflanzlichen Eizellen.

Die soeben gezeichnete Parallele zwischen den Macronuclei und den vegetativen Kernen der Pollenkörner einerseits und den Micro-

[1] Möglicherweise bringt uns die Chlorophyllforschung diesem Problem etwas näher.

nuclei und generativen Kernen der Pollenkörner anderseits, erinnert uns nun sofort an andere Bilder, welche diesen Analogien ein generelles Gepräge geben. Wer je Schnitte durch pflanzliche Eiapparate dem Ehrlich-Biondischen Farbbade entnahm, dem wird auch sofort der Unterschied zwischen den Kernen des Archespors bzw. seiner Descendenten (Eizelle inbegriffen) und der andern, indifferenten (vegetativen) Zellen aufgefallen sein: Während sich die Kerne der vegetativen Zellen wiederum — wie Macronucleus und vegetativer Kern des Pollenkorns — intensiv grün färben, demgemäß viel Basichromatin enthalten, tritt letzteres in den Kernen der weiblichen Geschlechtsanlage entschieden zurück[1], unter Umständen so weit, daß unsere Mittel, mit denen wir Kernnucleine nachweisen, in gewissen Stadien, besonders in den Reifezuständen der Eizelle, versagen.

Ich möchte zunächst noch einmal auf die in Fig. 1, Taf. XXIII, gezeichnete Embryosackanlage von *Lilium croceum* zu sprechen kommen. Der Kern einer vegetativen Zelle aus der unmittelbaren Umgebung des Archespors wird — bei derselben Vergrößerung wie Fig. 1 — repräsentiert durch die Fig. 23[2]. Die Unterschiede zwischen diesen benachbarten Kernen, die, als Bestandteile eines und desselben Schnittes, auch demselben Farbbade entstammen, sind sofort in die Augen fallend: Reichtum an Basichromatin (Nuclein) im vegetativen Kern, Armut an dieser Substanz im generativen Kern. Dagegen treten in den Kernen der Archesporzellen mächtige Nucleolen und zwar in Mehrzahl auf, während die Kerne der vegetativen Zellen nur winzige Kernkörperchen enthalten, die zudem reich sind an Nucleinkörnchen.

Relativ scheint mir übrigens die Menge des Nucleins in den Kernen der Eianlagen und der fertigen Eiapparate verschiedener Pflanzenarten oft recht verschieden zu sein, selbst dann, wenn die Eizellen auf derselben Stufe der Entwicklung stehen. Aufgefallen ist mir dieser Punkt ganz besonders bei der Vergleichung der Deszendenten des Archespors von *Pirola* mit den Kernen der Embryosackanlage von *Lilium, Fritillaria* usw, Die Archesporzelle von *Lilium candidum* z. B. ist auf ihrer ganzen Schnittfläche durch Ehrlich-Biondis Lösung leuchtend rot gefärbt, das Oxychromatin dominiert also ganz außerordentlich. Der Kern birgt riesige Nucleolen und verrät meist direkt nichts von

---

[1] Auszunehmen sind hier allerdings die Antipodenkerne, die, soweit ich bis jetzt gesehen, immer Basichromatin, und zwar oft in sehr großer Menge führen. Ich möchte auf diese Beobachtung in einer folgenden Arbeit ausführlicher zu sprechen kommen.

[2] Zu vergleichen wäre hier auch Fig. 54, Taf. II, meiner »Beiträge«.

etwaiger Grünfärbung seiner Inhaltsbestandteile. Man bemerkt allerdings Körnchen in schwarzroter Nüance (s. Fig. 25, Taf. XXIII); diese Mischfarbe läßt sich aber erst deuten, nachdem die verdaulichen Partien entfernt sind. Es bleibt dann ein sehr substanzarmes, in Methylgrün oder Ehrlich-Biondis Lösung sich grün färbendes Gerüst im Kern zurück, in dessen Knotenpunkten jene vorhin erwähnten schwarzroten Körnchen jetzt in grüner Färbung liegen. Fig. 26, Taf. XXIII, zeigt eine vegetative Zelle aus nächster Nähe des Archespors der Fig. 25. Der Kern dieser Zelle ist wiederum prall gefüllt mit Nuclein; seine Nucleolen dagegen sind klein und trotzdem noch immer gespickt mit Nucleinelementen.

Es ist, glaube ich, vorläufig nicht nötig, weitere derartige Fälle zu demonstrieren. Abgesehen von etwelchen graduellen Unterschieden im Nucleingehalt pflanzlicher Eiapparate bleibt die Situation im Prinzip immer dieselbe. Es ist die konstante große Differenz im Nucleingehalt zwischen den Kernen der Eizellen und denjenigen der gewöhnlichen vegetativen Zellen: Dort die bis zum bescheidensten Rest getriebene Verarmung an Nuclein, hier dagegen die Tendenz, den Kern womöglich mit dieser Substanz zu füllen.

Pflanzliche Eiapparate, die völlig frei gewesen wären an Nucilen, sind mir bis jetzt noch nicht begegnet. Meine Untersuchungen beschränkten sich aber einstweilen auf die Angiospermen und ich werde, so bald sich mir Gelegenheit bietet, auch Repräsentanten anderer pflanzlicher Gruppen einem genauen Studium unterwerfen.

Zacharias-Berlin kam schon früher zu ganz ähnlichen Resultaten, wie ich sie soeben besprochen. Er sagt: »Im befruchtungsreifen Zustande wurden die Eikerne verschiedener Pflanzen untersucht. Bei *Lilium candidum* konnte etwas Kernnuclein nachgewiesen werden; das nucleinhaltige Gerüst war aber sehr zart und substanzarm, verglichen mit den derben, nucleinreichen Gerüsten der sonstigen Kerne der Samenknospen. Die Eikerne von *Pieris serrulata* enthielten große Nucleolen mit den üblichen Reaktionen dieser Körper. Übrigens ließ sich im Kern Plastin, aber kein Kernnuclein nachweisen, ebensowenig in Eikernen von *Pinus silvestris*. Auch hier waren große Nucleolen vorhanden. Der Eikern von *Marchantia polymorpha* erscheint nach der Behandlung mit Alkohol, in Wasser untersucht, als eine granulierte Masse, in welcher ein großer Nucleolus als homogener Körper liegt. Sind aber die Archegonien lebend in 0,28%ige HCl gelangt und werden sie dann 24 Stunden später in der Säure untersucht, so erscheint der Kern des Eies als scharf gegen das Plasma abgegrenzter Hohlraum, in

welchem sich geformte Substanz nicht erkennen läßt. Der Eikern enthält im schärfsten Gegensatz zum Spermakern keine durch das eingeschlagene Verfahren nachweisbare Menge von Kernnuclein.« (ZACHARIAS, E., Die chemische Beschaffenheit von Protoplasma und Zellkern. In: Progressus rei botanicae, Bd. III, Heft 1, 1909.)

4. Eier und Spermatozoiden von Anodonta piscinalis.

Den gleichen Gegensatz, den wir soeben in den Kernen pflanzlicher Gewebe kennen lernten, finden wir nun auch zwischen den Kernen vegetativer und denjenigen von Eizellen im tierischen Gewebe. Ja, die Differenz wäre hier nach der Färbung in EHRLICH-BIONDIS Gemisch z. T. noch auffallender, wenn die Kerne vegetativer Zellen im Tierkörper dieselbe Größe erreichen würden, die sie vielfach in der Pflanze aufweisen. Die Untersuchung wurde einstweilen — und zwar mit aller Vorsicht — durchgeführt bei *Anodonta piscinalis.*

ZACHARIAS-Berlin untersuchte (loc. cit. S. 251) und verglich verschiedene Entwicklungsstufen der Eierstockseier von *Unio* und ich halte es für zweckmäßig, wenn wir seine Resultate, mit denen die meinigen in den meisten Punkten eine erfreuliche Übereinstimmung zeigen, vorausgehen lassen.

»Eier von *Unio*, sagt ZACHARIAS, wurden im Juli den Eierstöcken der Tiere entnommen. Die in Alkohol gehärteten Eier (es ist zunächst von den größten im Eierstock vorhandenen Eiern die Rede) in Alkohol untersucht, sind vollständig undurchsichtig. In Schnitten durch solche, in Eiweißmasse eingebettete Eier, die in Alkohol liegen, sieht man den Kern von einer dichten, feinkörnigen Masse erfüllt, in welcher sich der Doppelnucleolus als glänzender, homogener Körper vorfindet. Ist das Ei vor der Untersuchung in Alkohol mit Magensaft behandelt, darauf mit Ätheralkohol extrahiert worden, so ist das Eiplasma auch am intakten Ei derartig durchblickbar, daß die Verhältnisse im Kern erkannt werden können. Die granulierte Masse, welche den Kernraum des nichtverdauten Eies erfüllte, ist verschwunden, nur ein äußerst weitmaschiges Netzwerk durchzieht denselben. Die Stränge des Netzwerkes enthalten sehr kleine glänzende Körnchen (Kernnuclein). Nach Zusatz von verdünnter Salzsäure bestehen die Stränge aus einer etwas gequollen aussehenden Substanz, welcher sehr feine glänzende Körnchen eingelagert sind. Wäscht man nun bis zum Verschwinden der sauren Reaktion mit 10%iger Kochsalzlösung aus, so sind nach längerer Einwirkung der Lösung keine glänzenden Körnchen mehr zu unterscheiden. Die Stränge im Kern haben dasselbe Aussehen wie diejenigen im Zell-

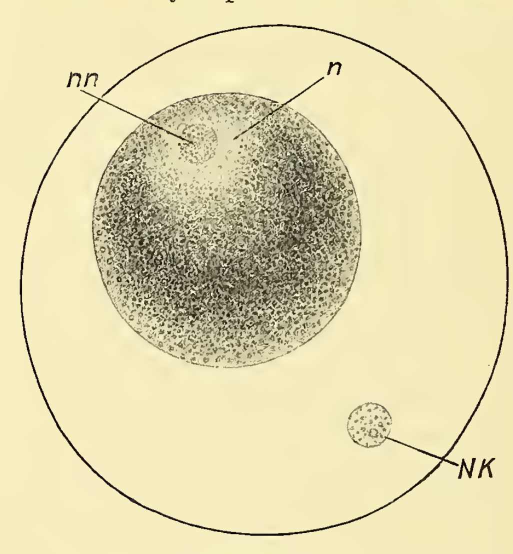
protoplasma. Bei der Einwirkung von verdünnter Salzsäure oder Magensaft auf Alkoholmaterial quellen beide Teile des Nucleolus. Der kleinere Teil aber in sehr viel geringerem Grade als der größere. Bei der Behandlung frischer Eier mit Magensaft verliert der Nucleolus erheblich an Substanz, wovon man sich überzeugen kann, wenn man Schnitte von Alkoholmaterial und frisch verdaute Eier unter Alkohol vergleichend betrachtet. Nach Behandlung mit Magensaft und Ätheralkohol in verdünnter Salzsäure untersucht, sieht der gesamte Nucleolarrest blaß und gequollen aus, er besteht aus einem annähernd kugeligen Körper und einem größeren, im optischen Durchschnitt ringförmigen. Beide Körper zeigen eine undeutlich netzige Struktur, Kernnuclein enthalten sie nicht.

Die Hauptmasse des Eikernes besteht demnach aus in Magensaft löslicher Substanz, er enthält ferner Plastin, darin sehr wenig Kernnuclein und einen eigentümlichen Nucleolus, dessen kleinerer Teil, wie die angeführten und die von Flemming beschriebenen Reaktionen zeigen, dem Verhalten der gewöhnlichen Nucleolen entspricht, während der größere Teil sich von den letzteren nach Flemming besonders dadurch unterscheidet, daß er in Wasser verquillt. Die kleineren Kerne jüngerer Eier zeigen nach der Behandlung mit Magensaft und Ätheralkohol bei der Untersuchung in verdünnter HCl ein schönes, dichtmaschiges Gerüst von durchaus charakteristischem Nucleinglanz. Dieses Gerüst wird in älteren, größeren Kernen immer weitmaschiger. Je weitmaschiger das Gerüst im wachsenden Kern der älteren Eier wird, um so mehr nimmt der Nucleinglanz der Stränge ab, in den Strängen der größten Kerne sieht man nur noch sehr feine Körnchen, so daß sich diese Stränge nur noch wenig von jenen im Zellplasma unterscheiden. Ich halte es auf Grund der mitgeteilten Beobachtungen für wahrscheinlich, daß die Massenzunahme des Eikernes hauptsächlich auf einer Zunahme des verdaulichen Eiweißes beruht, während das Nuclein nicht zunimmt, sondern sich in dem größer werdenden Kerne verteilt, welcher dann schließlich im Verhältnis zu den übrigen ihn zusammensetzenden Substanzen viel weniger Kernnuclein enthält als der Kern des jungen Eies. — Die Untersuchung von Eierstockseiern des Frosches ergab im wesentlichen dieselben Resultate; nur konnte in den größten der untersuchten Eikerne kein Kernnuclein mehr nachgewiesen werden . . . .«

In der lebenden Eizelle von *Anodonta* erkennt man Kern und Nucleolus sehr gut. Die nebenstehende Textfig. *e* zeigt uns ein Eierstocksei, das soeben der Gonade entnommen wurde. Der Nucleolus

ist doppelt, wie dies bei Unioniden und Cycladiden üblich ist und besteht aus einem kleineren und einem größeren Teil. In den frühesten Stadien des Eies von *Anodonta* ist nur der später kleinere Teil des doppelten Nucleolus vorhanden, der Teil, der sich in Fuchsin-Methylenblau intensiv blau färbt, also »cyanophil« ist. Schon BISCHOF, v. HESSLING, FLEMMING und OBST haben darauf hingewiesen, daß am jungen Eierstocksei die spätere Zweiteiligkeit noch nicht existiere.

Da der »cyanophile« Teil des Nucleolus zunächst an Größe allmählich zunimmt, muß ihn der später auftretende, in Fuchsin-Methylenblau sich rot tingierende — also »erythrophile« — Teil im Wachstum überholen, was schon auf frühen Stadien der Eibildung geschieht. Stadien, in denen die beiden Teile des Kernkörperchens gleich groß sind, findet man nicht selten. Getrennt habe ich die beiden Nucleolarteile auf jüngeren Stadien der Eizelle von *Anodonta* in meinen Präparaten nie gesehen. Dagegen begegnet man öfters bei der Untersuchung lebenden Materials dem dreiteiligen Nucleolus, wie er in Fig. 12, Taf. XXIII, und in der Textfig. *d* abgebildet ist: Der kleinere (cyanophile) Teil trägt hier noch ein winziges Buckelchen. Bei der Färbung in Fuchsin-Methylenblau nimmt dieses Buckelchen, das bereits FLEMMING aufgefallen war, rote Färbung an, zeigt aber in der roten Grundsubstanz winzige, schwarzblau gefärbte, also cyanophile Körnchen.



Textfig. *e*.
n, Kern; *nn*, Nucleolus; *NK*, »Nebenkörper« (Rest des Eistiels).

Im lebenden Zustand des Eies scheint mir der kleinere (cyanophile) Abschnitt des zweiteiligen Nucleolus etwas heller zu sein, wie der andere, größere, der ein dunkleres Aussehen hat. In diesem größeren (erythrophilen) Teil des Nucleolus nimmt man im lebenden Zustand des Eies zahlreiche stark lichtbrechende Körnchen wahr, auf die wir noch zurück-

kommen werden (der kleinere Teil schien mir eher homogen zu sein). Auffallend ist aber noch eine andere Erscheinung, auf die bis jetzt — soweit ich die Literatur kenne — noch nicht aufmerksam gemacht worden ist. Nur unter den Beobachtungen LEYDIGS finde ich eine kurze Notiz, der möglicherweise als Ursache ähnliche Verhältnisse zu Grunde liegen, wie ich sie bei *Anodonta* und *Cyclas* gesehen. LEYDIG[1] fand, daß auch bei Insekten (z. B. *Stenobothrus*) die Substanz des Keimflecks doppelter Art sei. »Die größere Anzahl der zu Klumpen oder walzig bogiger Masse verbundenen Keimflecke ist von blassem Wesen; daneben aber fallen auf — nicht in allen Eiern, aber doch häufig genug — Klumpen und Teile der wurstförmigen Masse, welche von dunklerem Aussehen und schärferer Berandung sind . . . .«

Am lebenden Ei von *Anodonta* fällt die verschieden scharfe Berandung der beiden Nucleolarteile dem aufmerksamen Beobachter gar bald auf: Scharf nach außen abgegrenzt ist nur der größere (erythrophile) Teil[2], während der kleinere (cyanophile) dieser scharfen Berandung gegen den Kerninhalt in den meisten Fällen entbehrt. Man sieht vielmehr von dem kleineren Nucleolarteil radiär in den Kern hinein doppelt kontourierte, schwach nach außen sich verjüngende Strukturen gehen, Strukturen, wie ich sie in einer großen Zahl von Zellen — und zwar im pflanzlichen wie im tierischen Gewebe — bei ungeteilten Nucleolen bereits angetroffen und in den »Beiträgen« als »innere Kernbrücken« oder Nucleolarfortsätze bezeichnet habe. Diese Strukturen sind Schuld, daß die Berandung des kleineren Nucleolarteiles eine unscharfe ist; gute Fixierung läßt diese Bildungen, wie schon früher betont, mit aller Deutlichkeit erkennen.

Im kleineren (cyanophilen) Nucleolarteil kann man ferner sehr häufig im lebenden Zustand des Eies eine relativ bedeutende, helle Vacuole sehen, die schon FLEMMING aufgefallen ist; doch könnte ich nicht behaupten, daß sie eine centrale Lage bevorzuge, wie FLEMMING meint; mir erscheint sie eher etwas dem Rande genähert (Fig. 8 u. 15, Taf. XXIII). Die stark lichtbrechenden Elemente des größeren Nucleolarteiles, die allerdings meist central gelegen sind, dagegen sind keine Vacuolen, trotzdem FLEMMING und v. HESSLING sie dafür angesprochen haben.

Die am lebenden Kern erkennbaren Details geben — wie eingangs

---

[1] LEYDIG, F., Beiträge z. Kenntnis d. tierischen Eies im unbefruchteten Zustande. Zool. Jahrbücher. Abteilg. f. Anat. u. Ontog. Bd. III, Hft. 2. 1888.

[2] Der übrigens seine Entstehung dem cyanophilen Abschnitt des Nucleolus verdankt.

schon bemerkt — die mit absolutem Alkohol fixierten Präparate am besten wieder.

Fig. 8 zeigt den Kern mit dem Nucleolus eines jüngeren Eierstockseies nach Fixierung mit absolutem Alkohol und Färbung in Ehrlich-Biondis Gemisch. Unmittelbar daneben demonstriert die Fig. 24 eine vegetative Zelle aus der Nähe des Eies der Fig. 8. Beide Zellen entstammen, da sie demselben Schnitte angehören, demselben Farbbade und ihre Fig. 8 und 24 sind in derselben (1000fachen) Vergrößerung gezeichnet. Auch hier fällt wieder vor allem der Unterschied zwischen der Färbung des Kernes der vegetativen und derjenigen der reproduktiven Zelle ins Auge und er scheint hier schärfer zu sein, denn je zuvor.

Die Differenz zwischen Macro- und Micronucleus der ciliaten Infusorien, zwischen dem vegetativen und generativen Kern der Pollenkörner und zwischen einem Kern des Archespors der Fig. 1 und dem Kern der Fig. 23 war gewiß sehr auffallend. Aber sowohl der Micronucleus wie die generativen Kerne der Pollenkörner und die Kerne des Archespors Fig. 1 (Taf. XXIII), zeigen bei der Färbung in Ehrlich-Biondis Lösung sofort und deutlich mehr oder weniger Basichromatin, während der Schnitt durch den Kern des Eierstockseies der Fig. 8 direkt keine Spur einer Grünfärbung aufweist. Die ganze Schnittfläche durch diesen Nucleus ist vielmehr rot gefärbt: Lichtrot die nächste Umgebung des größeren Nucleolarteiles, intensiver rot die peripheren Partien des Kernes[1] und der größere Abschnitt des Nucleolus, während der kleinere Teil des Kernkörperchens eine dunklere

[1] In die peripheren Partien des Kernes sind jedoch schwarzrote Körnchen eingelagert, die untereinander Verbindungen zeigen. — Dem Kern fehlt übrigens auch hier die Kernmembran vollständig. Im jungen Eierstocksei kann man die Kerngrenze noch gut wahrnehmen, sie ist um so deutlicher (centrale Schnitte durch das Ei vorausgesetzt), je jünger das Ei ist. Nach und nach jedoch verschwindet sie und der Beobachter würde auf späteren Entwicklungsstadien der Eizelle kaum mehr imstande sein, die Grenzen des Kernes gegen das Cytoplasma abzustecken. Er würde den Kern in den meisten Fällen überhaupt nicht finden, falls ihm nicht der Nucleolus die Anwesenheit eines Kernes verraten würde. Und zwar trifft diese Beobachtung bei Alkoholfixation bei allen von mir verwendeten Farbstoffen, also nicht nur bei Färbung nach Ehrlich-Biondi, zu. Die Beobachtungen, die ich hier machen konnte, stehen in vollem Einklang mit denjenigen bei pflanzlichen Zellen über die ich im ersten Punkt dieser Arbeit kurz referiert. Die Kerngrenze ist um so deutlicher, je mehr Nuclein der Kern enthält; die Kontinuität des Oxychromatins dagegen wird um so augenfälliger, die Abgrenzung des Kernes nach außen also um so undeutlicher, je spärlicher die Nucleinelemente im Kerne vertreten sind

Nuance zeigt. Im größeren Nucleolarteil beobachtet man ferner ein Netzwerk oder Wabenwerk mit Verdickungen in den Kreuzungspunkten; undeutlich ist dieses Netzwerk, wie wir gehört, bereits von ZACHARIAS gesehen worden. Dieses Netzwerk, das wir übrigens, wie wir sehen werden, in großer Klarheit zur Anschauung bringen können, ist mit samt seinen Verdickungen dunkler gefärbt als die Grundmasse des größeren Nucleolarteiles.

Im kleineren Nucleolarabschnitt der Fig. 8, Taf. XXIII, beobachtet man ferner neben der früher erwähnten Vacuole dunkel- oder schwarzrote Körnchen, die meistens peripher angeordnet sind und hier oft einen scheinbar zusammenhängenden Ring bilden. Man findet solche Elemente gelegentlich zwar auch im Innern dieses Nucleolarteiles; aber hier sind sie weniger zahlreich und besonders auch kleiner, wie an der Oberfläche. Eine netzige Verbindung zwischen diesen dunkelroten Körnchen konnte ich zunächst ebensowenig sicher wahrnehmen, wie ZACHARIAS; erst bei Anwendung der Fuchsin-Methylenblaufärbung kommt das Netz deutlich zum Vorschein.

Zwischen jenen schwarz-roten, peripher gelagerten Körnchen gehen nun die doppelt kontourierten, schwach nach außen sich verjüngenden Strukturen, auf die ich bereits aufmerksam gemacht, in den Kernraum hinüber. Bei Alkoholfixation kann man sie mit der größten Deutlichkeit verfolgen (Fig. 8, 10, 11, 15, Taf. XXIII). Diese Bahnen stehen innen in offener Kommunikation mit der Grundmasse des (kleineren) Nucleolarteiles, dessen Färbung sie auch oft zeigen; nach außen verjüngen sie sich merklich und tragen am Ende je wieder ein Klümpchen oder Tröpfchen Substanz, das dunkelrot gefärbt ist, wie die bereits genannten peripheren Körnchen des Nucleolarteiles, dem die Strukturen entstammen, Die Bildungen entsprechen genau den in den »Beiträgen« beschriebenen inneren Kernbrücken oder Nucleolarfortsätzen. — Auch der größere Nucleolarteil kann etwa solche Brücken aufweisen; aber so weit meine Beobachtungen reichen, sind sie hier sehr selten: In den weitaus meisten Fällen ist dieser (erythrophile) Teil des Kernkörperchens, wie gesagt, scharf begrenzt. Infolge dieser verschiedenen Einrichtungen seiner beiden Teile sieht der Nucleolus von *Anodonta* (oder *Cyclas* usw.) einer Spinne, oder auch einem kleinen Tintenfisch ähnlich, dessen Fangarme den in den Kern hineinragenden »Brücken« entsprechen würden.

In Fig. 8, Taf. XXIII, steckt der Nucleolus mit seinem »Kopf«, d. h. mit dem kleineren (»cyanophilen«) Teil in der dichtesten Ansammlung von Oxychromatin des Kernes und an die Kernbrücken dieses

Nucleolarabschnittes setzen sich nun auch die oxychromatischen Fadennetze oder Wabenwandungen des Kernraumes an; besonders deutlich sieht man das in den Fig. 8, 10 und 15. Im höchsten Grade auffallend ist aber die Erscheinung, daß sich an das schwarzrote Tröpfchen am äußeren Ende der Nucleolarfortsätze schwarzrote Körnchenreihen anschließen, die einfach (Fig. 8) oder doppelt (Fig. 9 u. 11) sich in den Kern hinein fortsetzen und dort früher oder später gabeln oder auch reicher verzweigen, wie das die Fig. 9 und 11 besonders deutlich zeigen. Es macht ganz den Eindruck, als ob vom kleineren (»cyanophilen«) Nucleolarteil aus ein Materialtransport, besonders in Form von Tröpfchen in den Kern hinein stattfände; kleine »Ströme« scheinen langsam von diesem Abschnitt des Nucleolus auszugehen, die Tröpfchen um Tröpfchen jener Substanz entführen und im Kern anhäufen (Fig. 9), die uns am Ende der inneren Kernbrücken auffielen und in Ehrlich-Biondis Lösung schwarzrot gefärbt werden. Die Entstehung dieser »Ströme« aus dem kleineren Nucleolarteil ist um so wahrscheinlicher, als dieser Abschnitt des Nucleolus nicht nur relativ, sondern auch absolut allmählich abnimmt und oft ganz verschwindet; seine Substanz geht wohl ganz im Kern auf. Wir werden übrigens noch einmal auf diesen wichtigen Punkt zurückkommen.

Es ist oben mitgeteilt worden, daß in beiden Nucleolarabschnitten Netze beobachtet werden können; ganz besonders deutlich sind sie im größeren (erythrophilen) Teil bei Färbung mit Fuchsin-Methylenblau (Fig. 11), Boraxkarmin-Methylgrün (Fig. 9) und Eosin-Methylenblau (Fig. 13). Die beiden Netze des kleineren und größeren Nucleolarteiles scheinen jedoch nicht direkt ineinander überzugehen; denn zwischen den zwei Nucleolarabschnitten findet man auf den schönsten und deutlichsten Präparaten immer eine helle Zone, welche keine netzigen Strukturen aufweist (s. Fig. 9, 11, 13).

Auch schon darauf wurde aufmerksam gemacht, daß die Differenz in der Färbung zwischen den beiden Nucleolarteilen im Ehrlich-Biondischen Gemisch nicht besonders auffallend sei: Beide Teile färben sich rot, verhalten sich also oxyphil; der kleinere (cyanophile) Abschnitt ist höchstens um einen Gedanken dunkler rot, als der erythrophile (Fig. 8). In Boraxkarmin-Methylgrün (ohne Salzsäure) ist der Unterschied zwar etwas deutlicher (Fig. 9 u. 10), aber auch hier nicht derart, daß man mit Sicherheit auf eine chemische Differenz zwischen den Abschnitten des zweiteiligen Kernkörperchens zu schließen wagte. Verdächtig sind die schwarzroten Körnchen, wie wir sie besonders im kleineren Teil des Nucleolus antreffen; aber so lange ihre Mischfarbe

nicht in die Komponenten zerlegt werden kann, läßt sich auch aus dieser Beobachtung kein einwandfreier Schluß ziehen.

Und doch sind die beiden Nucleolarabschnitte der Eier von *Anodonta* chemisch durchaus verschieden.

Schon v. HESSLING bemerkt, daß sich die kleinere Portion resistenter gegen Essigsäure verhalte, als die größere. Es ist übrigens durchaus nicht gleichgültig, ob man frische, dem Eierstock entnommene Eier, oder solche, die in Alkohol fixiert sind, mit Säuren behandelt.

Läßt man z. B. 0,2%ige Salzsäure auf Präparate einwirken, die vorher in Alkohol gelegen hatten, so ist nach 1 Stunde gar keine Einwirkung der Säure zu konstatieren; selbst nach 3 Stunden sind noch beide Teile des Nucleolus sichtbar. Nur in ganz jungen Eiern, in denen beide Nucleolarteile noch annähernd gleich groß sind, ist die Intensität der Färbung nach Behandlung mit 0,2% HCl in EHRLICH-BIONDIS Gemisch verschieden: Der cyanophile (also später kleinere) Teil ist intensiver gefärbt, der später größere Teil ist blaß. Auch sah ich das Netz im größeren (erythrophilen) Nucleolarteil und die Brücken im cyanophilen Abschnitt besser, wie ohne Anwendung von Salzsäure.

Ich ließ daher die Säure immer auf die frisch der Gonade entnommenen Eier einwirken; die so vorbehandelten Präparate brachte ich nach sorgfältigem Auswaschen sofort in absoluten Alkohol und färbte die Schnitte (von höchstens 4 μ Dicke) in verschiedenen Farbstoffen, vor allem in EHRLICH-BIONDI, dann in Methylgrün, Fuchsin-Methylenblau, Eosin-Methylenblau, Boraxkarmin-Methylgrün (mit und ohne HCl), Boraxkarmin, Hämalaun, Eisenammon-Hämatoxylin.

Behandelt man frische Eier von *Anodonta* mit 1%iger Essigsäure, so löst sich nur der größere (erythrophile) Teil des Nucleolus auf; der kleinere bleibt erhalten. Selbst in 10%iger Essigsäure persistiert der letztere. An Stelle des größeren Nucleolar-Abschnittes erblickt man im letzteren Falle ein Netz, das eine grüne Tönung aufzuweisen scheint, wenn man der Einwirkung der Säure die Färbung mit EHRLICH-BIONDIS Lösung folgen läßt. Auch die oben erwähnten dunkelroten Körnchen des kleineren (cyanophilen) Nucleolarteiles nehmen jetzt einen deutlichen Stich ins Grünliche an; ebenso meint man da und dort im Nucleus bereits Körnchen in grüner Nuance zu sehen. Bei ganz jungen Eiern ist dies noch mehr der Fall, wie bei den im Wachstum etwas vorgeschrittenen; bei ganz reifen Eiern habe ich nichts Derartiges mehr beobachten können.

Fig. 15, Taf. XXIII, zeigt ein Eierstocksei von *Anodonta* mit dem Nucleolus und seiner nächsten Umgebung nach Behandlung mit 1 %iger

Essigsäure während 2 Stunden und Färbung in Ehrlich-Biondis Gemisch. An Stelle des größeren Nucleolarteiles, der verschwunden ist, erblickt man ein deutliches Netz. Im kleineren, vollständig erhaltenen Abschnitt erkennt man mit größter Deutlichkeit die Vacuole, die schwarzroten Körnchen und die Nucleolarfortsätze (innere Kernbrücken), welche an ihrem äußeren Ende wiederum mit dunkelroten Körnchen besetzt sind.

Es fiel mir ferner auf, daß nach Vorbehandlung der frischen Eier mit 10%iger Essigsäure im Allgemeinen auf den Schnitten bei Färbung mit Ehrlich-Biondis Lösung mehr Basichromatin zu sehen ist, wie sonst; auch die Kerne gewöhnlicher somatischer Zellen zeigen in diesem Fall mehr und intensiver gefärbtes Basichromatin, wie ohne Anwendung der Säure. Die Ursache dieser Erscheinung ist wohl darin zu suchen, daß das Basichromatin sonst vielfach durch Oxychromatin verdeckt oder übertönt wird.

Auch 0,1%ige Salzsäure löst den größeren Teil des Nucleolus mit Ausnahme des Netzes (s. Fig. 14), während der kleinere erhalten bleibt. Die ursprünglich schwarzroten Körnchen des letzteren erscheinen sehr schwach grün; ebenso nimmt das Netz des größeren (erythrophilen) Abschnittes, wie mir scheint, einen grünlichen Ton an. Auch im Nucleus treten jetzt schon grünlich gefärbte Körnchen auf.

0,2%ige Salzsäure löst den größeren Nucleolarteil leicht, während der kleinere widersteht. An Stelle des ersteren wird ein Netz sichtbar, das sich in Ehrlich-Biondis Farbstoffgemisch schwach grün färbt. Auch im kleineren Teil des Nucleolus erblickt man Kügelchen, die sonst schwarzrot gefärbt sind, jetzt oft in deutlich grüner Nuance. Die Eikerne zeigen ein deutlich grünes Netz mit grünen Körnchen in den Knotenpunkten; ebenso erkennt man im Wabenwerk des Cytoplasmas winzige, grünlich gefärbte Kügelchen (Fig. 19).

Aber auch tinktionell kann, wie früher schon betont, der Unterschied zwischen den beiden Nucleolarteilen leicht und sehr hübsch demonstriert werden. Ausgezeichnet differenziert Fuchsin-Methylenblau (nach Ehrlich). Die Fig. 11 und 12 der Taf. XXIII zeigen zwei Nucleolen mit diesem Farbstoffgemisch tingiert. Der größere Nucleolarteil ist sehr schön rot gefärbt (erythrophil) während der kleinere das Methylenblau aufgenommen hat, also »cyanophil« ist. Dagegen wird nicht der ganze Schnitt durch diesen Teil gleich stark gefärbt: Intensiv blau ist nur die Randpartie, während die Mitte bedeutend heller blau erscheint (s. Fig. 11).

Die in Ehrlich-Biondis Gemisch sich schwarzrot färbenden Körn-

chen, deren periphere Anordnung im kleineren Nucleolarteil uns schon in Fig. 8 auffiel, nehmen also aus Methylenblau-Fuchsin die blaue Komponente auf und ihre dichte Anordnung am Nucleolarrande täuscht einen zusammenhängenden blauen Ring vor. — Die von diesem Abschnitt ausgehenden Kernbrücken sind oft blau, häufig aber auch rot gefärbt; in jedem Falle aber tragen sie an ihrem äußeren Ende wiederum blaue Körnchen bzw. Tröpfchen, denen weiter gegen den Kernraum zu ähnliche Körnchen reihenweise vorangehen, so daß man sich auch hier des Eindruckes nicht erwehren kann, es fließe vom kleineren Nucleolarteil aus Substanz in Tropfenform langsam gegen den Kern hin ab.

Die Beobachtung, daß die inneren Kernbrücken aus Fuchsin-Methylenblau bald rot und bald blau erscheinen, dürfte uns nicht mehr in Erstaunen setzen; denn schon in meinen »Beiträgen« habe ich darauf aufmerksam gemacht, daß sich diese Strukturen in Ehrlich-Biondis Gemisch das eine Mal rot, das andre Mal grün tingieren. Das ist keineswegs Zufall, auch nicht Laune des Farbstoffgemisches: Hinter diesem Wechsel der Erscheinung steckt vielmehr Gesetzmäßigkeit. Ich werde darauf zurückkommen.

Sehr deutlich ist nun auch das Netz im größeren (erythrophilen) Teil des Nucleolus. Es ist mitsamt den Körnchen, die in den Knotenpunkten des Maschen- oder Wabenwerkes liegen, blau gefärbt (Fig. 11). Diese Körnchen sind uns als stark lichtbrechende Punkte bereits im Nucleolus der lebenden Eizelle begegnet. — Es wurde schon oben darauf aufmerksam gemacht, daß das Netz des erythrophilen Abschnittes nicht unmittelbar in dasjenige des kleineren Nucleolarteiles übergehe, sondern daß zwischen beiden ein »Indifferenzstreifen« bestehe, der keine netzigen Strukturen aufweist (Fig. 11). Es sieht ganz so aus, als ob sich hier der »Kopf« (der cyanophile Teil) des Nucleolus später ablösen sollte.

Die Differenz zwischen den beiden Nucleolarteilen wird ferner aufgedeckt durch Eosin-Methylenblau (Fig. 13). Der größere Nucleolarteil ist sehr schwach gefärbt, meistens blaß rötlich (eosinophil), hie und da auch bläulich; im letzteren Fall ist aber das Auswaschen der Präparate höchst wahrscheinlich nicht sorgfältig genug gewesen. Immer aber nimmt man in diesem Abschnitt ein sehr deutlich blau gefärbtes Netzwerk mit dunkelblauen Körnchen in seinen Knotenpunkten wahr, wie dies auch mit Fuchsin-Methylenblau konstatiert werden konnte.

Die Kernbrücken, die von ihm ausgehen, sind häufig hellblau,

nur hie und da dunkel gefärbt, wie der Nucleolarteil, dem sie entstammen.

Wir werden bald sehen, daß sich die Resultate dieser zwei Methoden mit denjenigen der Ehrlich-Biondi-Färbung vollständig decken.

Weniger scharf, wie die genannten zwei Farbstoffgemische differenzierte Boraxkarmin-Methylgrün (Fig. 9 u. 10). Wir finden vielmehr dieselben Farbennuancen, wie bei Anwendung des Ehrlich-Biondischen Farbstoffgemisches (Fig. 8). Hellrot ist der größere Abschnitt des Nucleolus, in dem man auch das uns bereits bekannte Maschen- oder Netzwerk mit seinen Körnchen in einer nicht sicher bestimmbaren (dunkelroten) Mischfarbe erkennt; hübsch ist ferner zu sehen der »Indifferenzstreifen« zwischen den beiden Nucleolarteilen.

Die centralen Partien des kleineren Nucleolarschnittes mit ihren Vacuolen sind ebenfalls hellrot; gegen den Rand hin jedoch dunkelt das Rot allmählich und an der Peripherie erblicken wir wieder den Kranz schwarzroter Körnchen, wie wir sie bereits bei der Färbung in Ehrlich-Biondis Gemisch angetroffen haben. Die Nucleolarfortsätze dagegen sind wieder hellrot und enden außen mit schwarzroten Körnchen, von denen — wie wir bereits beschrieben — einfache und Doppelreihen ebensolcher Körnchen gegen den Kernraum abgehen, wo sie sich eventuell zu stauen scheinen (Fig. 9). Hervorheben möchte ich noch, daß die inneren Kernbrücken sich mit großer Deutlichkeit präsentieren, wie es z. B. Fig. 10 zeigt.

Es war mir nun in erster Linie darum zu tun, die Mischfarben, die durch Tinktion in Ehrlich-Biondis Lösung (wie auch in Boraxkarmin-Methylgrün) auftreten, zu entwirren; erst wenn dies gelungen, läßt sich eine Vergleichung der Resultate der verschiedenen Methoden mit einiger Aussicht auf Erfolg durchführen.

Zu diesem Zwecke unterwarf ich die Eizellen von *Anodonta* der künstlichen Pepsinverdauung. Die Objekte waren, wie eingangs erwähnt, in absolutem Alkohol fixiert und in 2—4 μ dicken Schnitten (mit Wasser) auf die Objektträger aufgeklebt. Die künstliche Verdauung währte 1—12 Stunden und die Temperatur variierte von Zimmertemperatur bis zu 30—40°. Nachher wurden die Schnitte sorgfältig gewaschen und in Methylgrün oder Ehrlich-Biondis Lösung gefärbt. Die Fig. 16, 17 und 18 zeigen uns die Resultate des geschilderten Verfahrens, die bis auf einen Punkt vollständig mit denjenigen von Zacharias bei der Untersuchung von Unio übereinstimmen. In den jüngern Eiern von *Anodonta* finde ich immer mehr oder weniger Nuclein im Kern; dagegen ist es mir nicht

gelungen, diese Substanz in den Kernen der reifen Eier nachzuweisen. Ich halte es jedoch mit ZACHARIAS nicht für ausgeschlossen, daß winzige Mengen des Nucleins selbst da noch zurückbleiben, wo unsere Methoden seinen Nachweis nicht mehr gestatten; ich glaube selbst einen Beitrag zur Unterstützung dieser Ansicht bringen zu können.

Fig. 16, Taf. XXIII, ist ein »Urei« von *Anodonta*. Mit Leichtigkeit erkennt man im Mikroskop die scharf grün gefärbten Kügelchen des Kernes und die sich zwischen ihnen erstreckenden, schwach grün gefärbten Verbindungen. Von Oxychromatin ist im Nucleus nichts mehr zu sehen und auch im Cytoplasma ist es kaum mehr nachzuweisen; dagegen treten nun hier deutlich grün gefärbte Microsomen auf.

Fig. 17 ist etwas älter. Das Kernnetz aus Nuclein ist schon etwas lichter, weitmaschiger geworden und die einzelnen Nucleinkörnchen sind nicht mehr so groß, wie in Fig. 16 und scheinen sich besonders an der Peripherie des Kernes anhäufen zu wollen.

Noch etwas älter ist das Ei in Fig. 18. Auch hier erkennt man mit Sicherheit ein Nucleinnetz im Kern, in dessen Kreuzungspunkten winzige Körnchen aus Nuclein liegen. Mir scheint der Inhalt des Eikernes hier noch lichter geworden zu sein, wie er es in Fig. 17 war; im Cytoplasma ist das Oxychromatin noch nicht völlig verdaut, während der Kern kein Oxychromatin mehr enthält.

In reifen Eiern von *Anodonta* Nuclein nachzuweisen, gelang mir, wie gesagt, trotz wiederholter und sorgfältigster Versuche, bis jetzt nicht. Daher bin ich mit ZACHARIAS der Ansicht, daß »die Massenzunahme des Eikernes hauptsächlich auf einer Zunahme des verdaulichen Eiweißes beruht« und daß das Nuclein im reifenden Ei nicht zunimmt. Dagegen entzieht sich das Nuclein in reifen Eiern unserm Nachweis wohl kaum deswegen, weil es sich, wie ZACHARIAS sagt, in dem größer werdenden Kern bloß verteilt, »welcher dann schließlich im Verhältnis zu den übrigen ihn zusammensetzenden Substanzen viel weniger Kernnuclein enthält, als der Kern des jungen Eies«. Die Größendifferenzen zwischen dem Kern eines reifen und demjenigen eines Ureies sind nämlich gar nicht derart, daß die relativ beträchtliche Menge Nuclein, die wir im großen Kern des Ureies antreffen, unsichtbar, auch in den besten und dünnsten Schnitten absolut unauffindbar werden müßte, falls sie in der ursprünglichen Menge noch existierte. Aber noch ein anderer Punkt fällt hier ins Gewicht; es betrifft dies die einzige Differenz in den Forschungsergebnissen von ZACHARIAS und mir. Während nämlich ZACHARIAS die Anwesenheit

von Kernnuclein in den zweiteiligen Nucleolen von *Unio* in Abrede stellt, komme ich bei *Anodonta* zum entgegengesetzten Resultat.

Bereits in meinen »Beiträgen« habe ich darauf aufmerksam gemacht, daß das Oxychromatin nicht den gesamten Inhalt der Nucleolen pflanzlicher und tierischer Zellen repräsentiere, sondern daß in den meisten Fällen daneben noch eine andere Substanz nachweisbar sei, die in Form größerer oder kleinerer Kügelchen in der oxychromatischen Grundmasse liege, häufig peripher angeordnet sei und sich in Ehrlich-Biondis Lösung sehr deutlich grün färbe, also aus basichromatischem Material bestehe. Diese Beobachtung kann so häufig und so leicht gemacht werden, daß eine Täuschung absolut ausgeschlossen ist. Schnitte durch Fruchtknoten, Antheren, Blätter usw., Nucleolen somatischer Zellen tierischer Gewebe liefern unzählige, klare Beweise für die Richtigkeit meiner Behauptung.

Seit der Publikation meiner »Beiträge« habe ich unausgesetzt Versuche mit den Nucleolen verschiedenster Provenienz angestellt und zwar in ähnlicher Weise, wie ich es oben für die Eier von *Anodonta* beschrieben, also mit verdünnten Säuren und mit Pepsin-Salzsäure (künstliche Verdauung). Als Tinktionsmittel kamen ebenfalls die in dieser Abhandlung genannten in Betracht, also Methylgrün allein und in Ehrlich-Biondis Farbstoffgemisch, Fuchsin-Methylenblau und Eosin-Methylenblau. Die Resultate dieser verschiedenen Methoden wiesen aber immer wieder und übereinstimmend auf die Anwesenheit von Kernnuclein (Basichromatin) in den Nucleolen hin.

Auch die doppelten Nucleolen der Eier von *Anodonta* enthalten Kernnuclein.

Schon die Einwirkung von 0,2%iger Salzsäure läßt in den Kernen und Nucleolen nach der Färbung in Methylgrün oder Ehrlich-Biondis Lösung grüne Körnchen und Verbindungen zwischen diesen auftreten. (Fig. 20, Taf. XXIII). Besonders deutlich repräsentieren sich in grüner Färbung diejenigen Elemente, welche in Fig. 8 (Taf. XXIII) die schwarzrote Nuance zeigten und zwar sowohl diejenigen des Kernes, wie auch die meist peripher gelagerten dunkelroten Körnchen des kleineren Nucleolarteiles. Aber auch im größeren (»erythrophilen«) Abschnitt des Nucleolus glaubt man ein zartes Netz- oder Wabenwerk in grüner Färbung wahrzunehmen, dem in den Knotenpunkten kleine grüngefärbte Körnchen eingelagert sind. Offenbar ist ein Teil des Oxychromatins im Kern und Nucleolus durch die Salzsäure aufgelöst worden; dieser Schluß ist um so berechtigter, als tatsächlich der »erythrophile« Abschnitt des Nucleolus bis auf sein Netz verschwunden

ist und auch der Kern erklecklich weniger roten Farbstoff aufnimmt, wie dies ohne Anwendung von Salzsäure der Fall ist. Die grüne Färbung der basichromatischen Inhaltsbestandteile von Kern und Nucleolus wären also in Fig. 8 durch das stark vorherrschende Oxychromatin nur verdeckt, bzw. übertönt worden.

In den Schnitten der Fig. 17 und 18 (Taf. XXIII), welche, wie gesagt, der künstlichen Pepsinverdauung unterworfen wurden, sind auch die Nucleolen getroffen und zwar liegt in Fig. 17 der doppelte Nucleolus vor, während die Fig. 18 nur den kleineren (»cyanophilen«) Teil desselben enthält.

Mit größter Deutlichkeit kann man nun in Fig. 17 konstatieren, daß der kleinere Nucleolarteil an seiner Peripherie grün gefärbte Körnchen aufweist, die sich gelegentlich so dicht drängen, daß sie einen scheinbar zusammenhängenden Ring darstellen. Die centrale Partie des Kernkörperchens ist ebenfalls grün gefärbt, aber so schwach, daß man den grünlichen Ton hier eben noch wahrnehmen kann. Ganz ähnlich sehen die Verhältnisse in Fig. 18 aus. Auch hier erkennt man eine schwache Grünfärbung der ganzen Platte des halbmondförmigen Nucleolarabschnittes; am Rande dagegen wird das Grün intensiver und hier drängen sich auch wieder die stark grün gefärbten Nucleinkörnchen, wie wir sie schon in Fig. 17 gesehen.

Aus dem Gesagten geht also hervor, daß der kleinere (cyanophile) Nucleolarteil des *Anodonta*-Eies den Nucleolen gewöhnlicher, vegetativer Zellen in jeder Beziehung entspricht, während dies für den erythrophilen Nucleolarabschnitt nicht zutrifft.

In Fig. 17 ist noch ein weiteres interessantes Moment am Nucleolus festzustellen: Der kleinere Nucleolarteil zeigt nämlich eine sehr deutliche Kernbrücke, die grün gefärbt ist und in einem ebenfalls grün gefärbten Körnchen des Nucleus endet.

Ob das Netz- oder Wabenwerk im größeren Nucleolarabschnitt noch existiert, kann ich momentan nicht mit Bestimmtheit entscheiden; ich glaube es in Fig. 17 zu sehen, ebenso Körnchen in seinen Knotenpunkten. Dagegen bestehen die im lebenden Zustand der Zelle leicht sichtbaren Körnchen des erythrophilen Nucleolarteiles ihrer Hauptmasse nach nicht aus Nuclein; denn sie haben in der Verdauungsflüssigkeit auf alle Fälle einen relativ bedeutenden Substanzverlust zu verzeichnen.

Kern und Nucleolus[1] des wachsenden Eierstockseies von *Anodonta* enthalten also Nuclein, wenn auch in bescheidener

[1] Gemeint ist natürlich nur der cyanophile Abschnitt desselben.

Menge und diese Beobachtung erklärt und verknüpft uns die verschiedenen Bilder, die wir mit den verschiedenen Tinktionsmitteln erzeugt.

In Fig. 8, Taf. XXIII, hat die Grundmasse von Kern und Nucleolus — das verdauliche Eiweiß — die rote Komponente der Ehrlich-Biondischen Lösung aufgenommen, sie ist also oxychromatisch und zwar besteht die Grundsubstanz beider Nucleolarteile aus Oxychromatin, ebenso die Kernbrücken, die vom kleineren Abschnitt des Nucleolus ausgehen. Das Oxychromatin ist also auch hier kontinuierlich. Die dunkel- bis schwarzrot gefärbten Partien dagegen enthalten zugleich noch Nuclein (Basichromatin) und durch diese Überlagerung von Grün auf Rot entsteht an den betreffenden Stellen die dunkelrote Mischfarbe.

Der kleinere Nucleolarteil ist deshalb etwas dunkler gefärbt, wie der größere Abschnitt, weil jener, wie die Fig. 17 und 18 lehren, auf seiner ganzen Fläche etwas Basichromatin enthält; gegen den Rand hin aber dunkelt das Rot noch mehr, weil dort die Nucleinkörnchen häufig sind und oft so dicht stehen, daß sie einen zusammenhängenden Kranz erzeugen, den nur die in den Kern ausstrahlenden Brücken unterbrechen.

In den Fig. 9 und 10 ist die Grundmasse von Kern und Nucleolus durch das Boraxkarmin der Boraxkarmin-Methylgrünlösung hellrot tingiert. Diejenigen Partien, welche Nuclein enthalten, sind auch hier dunkelrot wie in Fig. 8 und zwar aus demselben Grunde wie dort. Noch etwas besser, als in Fig. 8 erkennt man hier, daß der kleinere Nucleolarteil (mit Ausnahme der Vacuole) dunkler gefärbt ist, als der größere.

Mit Fuchsin-Methylenblau färbt sich die Grundsubstanz von Kern und Nucleolus, wie zu erwarten war, rot (karminrot), während die nucleinhaltigen Körnchen und Netze das Methylenblau aufnehmen, in Übereinstimmung mit den Befunden von Zacharias, der zeigte, daß aus einem Gemisch von Methylenblau und Fuchsin die Nucleine und Nucleinsäuren vorwiegend den blauen, die Eiweißstoffe aber den roten Farbstoff aufspeichern (zitiert nach Zimmermann, Die Morphologie und Physiologie des pflanzl. Zellkerns, 1896, S. 23 u. 27). Man kann allerdings bei diesem Verfahren die Rotfärbung der Grundsubstanz des cyanophilen Nucleolarteiles direkt nicht sehen, weil sie verdeckt wird durch das mehr oder weniger intensive Blau der überlagernden Nucleinsubstanz. Behandelt man dagegen die Eier von *Anodonta* zuerst mit 1%iger Kalilauge, bevor man sie mit Fuchsin-Methylenblau färbt, so werden beide Nucleolarabschnitte rot gefärbt[1]. In Fig. 11

[1] Der kleinere Abschnitt ist jedoch sehr viel heller rot, wie der größere.

sehen wir ferner, daß die inneren Kernbrücken oft rot tingiert sind, was darauf hinweist, daß die Grundsubstanz, der sie entstammen, ebenfalls erythrophil ist und endlich ist darauf hinzuweisen, daß auch das Knöpfchen, das in Fig. 12 am cyanophilen Nucleolarteil hängt, wiederum rot gefärbt ist, während die in seiner Grundsubstanz suspendierten feinen Körnchen intensiv blaue Färbung zeigen. Wären die letzteren zahlreicher, so würden sie offenbar die rote Färbung der Grundmasse ebenso verdecken, wie dies bei der mittleren Partie des dreiteiligen Nucleolus der Fig. 12 der Fall ist.

Den Fig. 17 und 18 entspricht die Fig. 11 besonders auch in dem Punkte, daß der centrale Teil des kleineren Nucleolarschnittes viel schwächer blau gefärbt ist, wie die Partien des Randes, wo man lediglich einen intensiv blau gefärbten Ring bemerkt, in dem einzelne getrennte Elemente meistens nicht mehr nachgewiesen werden können.

Auch in Eosin-Methylenblau färbt sich der kleinere Teil des Nucleolus intensiv blau (Fig. 13) ebenso das Netz (mit den Körnchen) des größeren Nucleolarabschnittes, genau so, wie dies in Fig. 11 der Fall war. Die centralen Partien des cyanophilen Nucleolarabschnittes sind auch hier bedeutend heller, als die Randpartien, wiederum in Übereinstimmung mit Fig. 11. Die Grundmasse des Nucleolus aber ist — wie vorauszusehen war — sehr schwach eosinophil.

Auch hier ist also die starke Blaufärbung nur da zustande gekommen, wo Nucleinelemente in der Grundmasse eingebettet liegen.

Die Resultate der verschiedenen Färbemethoden stimmen also, wie wir sehen, sehr gut mit einander überein und die Janusnatur der Eiweißkörper hat das Bild, das wir uns nach und nach erzeugt, nirgends gestört. Ich bin daher mehr denn je davon überzeugt, daß der größte Teil der Widersprüche und Schwierigkeiten, die sich allmählich bei der Untersuchung cellulärer Bestandteile und cellulärer Vorgänge angehäuft haben, auf unser eigenes Verschulden zurückzuführen ist und daß die Schwierigkeiten in der Deutung und Vergleichung mikrochemischer Reaktionen verschwinden oder doch bedeutend reduziert werden können, falls wir den Protoplasten in seiner chemischen Zusammensetzung durch die fixierenden Medien möglichst wenig stören und ihm die Auswahl unter den Farbstoffen je nach seinem chemischen Bedürfnis überlassen.

Noch ein Wort möchte ich mir erlauben über die Nucleolarfortsätze oder die »inneren Kernbrücken« des kleineren Nucleolarteiles. Es ist uns ganz besonders bei der Färbung mit Fuchsin-Methylenblau aufgefallen, daß die einen jener Fortsätze rötlich, die andern dagegen blau tingiert erscheinen. Ich muß dieser färberischen Differenz

auch hier besonderen Wert beilegen und mit dem Stofftransport, der auf diesen Strukturen vor sich geht, in Zusammenhang bringen.

Wie wir gesehen, enthalten die reifenden Eier von *Anodonta* in ihren Kernkörperchen Nuclein, wie ich es in ungezählten Fällen in den Nucleolen anderer tierischer und pflanzlicher Zellen habe nachweisen können. Daß das Nuclein aus dem Kern in den Nucleolus hineingewandert, halte ich auch hier für sehr unwahrscheinlich. Es ist, wie unsere Präparate zeigen, besonders der cyanophile Teil des Nucleolus, der Nuclein enthält. Die Kernbrücken, die nun von hier nach außen abgehen, verjüngen sich gegen den Kern hin, genau so, wie ich es bereits in den »Beiträgen« beschrieben habe. Es ist dies eine Beobachtung, die der Mikroskopiker ebenso leicht als sicher machen kann, wenn ihm gute Präparate zur Verfügung stehen. Das Bedürfnis, einen Kontakt zwischen Kern und Kernkörperchen herzustellen, geht also offenbar vom Nucleolus aus; von ihm aus sind die Strukturen in den Kern hineingewachsen und die Art und Weise, in welcher die Nucleinelemente des Kernes sich um die Endpunkte der Nucleolarfortsätze anordnen, spricht — wie mir scheint — sehr deutlich für ihre Entstehung im Nucleolus, von wo sie auf den Kernbrücken nach außen abfließen. Diese Strukturen entstammen der Grundmasse des kleineren Nucleolarteiles und zeigen auch meistens die Färbung derselben, gleichgültig mit welchem Färbemittel man tingieren mag. In solchen Fällen werden sie auch von künstlichem Magensaft gelöst. In Fig. 17 sehen wir dagegen eine Kernbrücke nach der Verdauung noch erhalten, aber grün gefärbt. Ich kann mir nun die Situation nicht anders erklären als dadurch, daß ich annehme, hier sei im Momente des Absterbens der Zelle Basichromatin im Begriffe gewesen, nach außen zu fließen und solche Strukturen müßten sich in Fuchsin-Methylenblau oder Eosin-Methylenblau intensiv blau färben, was auch tatsächlich, wie oben betont, nicht selten beobachtet werden kann.

Die Idee, das Nuclein des Kernes und des Nucleolus sei unabhängig voneinander entstanden, wäre, meiner Meinung nach, nur dann diskutabel, wenn diese beiden Zellbestandteile weniger direkte Beziehungen zueinander unterhielten, wie dies tatsächlich der Fall ist. Was aber die Kernbrücken für eine Bedeutung haben sollen, wenn man sie keinen Stoffaustausch vermitteln lassen will und wie ihre Tinktionen alsdann zu erklären wären, ist mir unerfindlich. Ebenso unklar und untergeordnet müßte wieder die Rolle des Nucleolus werden, dieses so zu sagen konstanten und quantitativ so oft hervorragenden Begleiters des Zellkernes.

Daß innige Korrelationen zwischen dem Nucleus und seinem Kernkörperchen bestehen, wird kein Zellenforscher mehr bestreiten können, und in erster Linie fällt uns an richtig tingierten Präparaten das Verhältnis zwischen der Masse des Kernnucleins und derjenigen des Nucleolus auf. Es ist schon in den »Beiträgen« darauf aufmerksam gemacht worden und die seitherigen Untersuchungen haben es mir bestätigt, daß Nuclein und Nucleolus in quantitativer Beziehung sozusagen umgekehrte Proportionalität zueinander unterhalten: Je größer im allgemeinen das Kernkörperchen, desto geringer ist der Gehalt des Kernes an Nuclein und da, wo der Nucleus prall gefüllt ist mit Basichromatin, da treten auch die Nucleolen zurück. Diese Beobachtungen lassen sich nur dadurch erklären, daß man annimmt, das Nuclein des Kernes und die Nucleolarsubstanz unterhalten genetische Beziehungen zueinander und zwar durch Vermittelung des im Kernkörperchen aus Nucleolarsubstanz (Oxychromatin) entstandenen Nucleins.

Im cyanophilen Nucleolarteil der *Anodonta*-Eier läßt sich ferner die Beobachtung machen, daß die größten Nucleinelemente immer oder doch in den weitaus meisten Fällen peripher angeordnet sind. In den jüngsten Eierstockseiern findet man regelmäßig auch in den innersten Partien des (noch ungeteilten) Kernkörperchens Nucleinkörnchen und zwar in nicht geringer Zahl, während Vacuolen vorläufig noch fehlen. Normal sind nun die im Innern gelegenen Körner kleiner, als die randständigen und nicht selten kann man sehr hübsch sehen, wie sie in dem Maße größer werden, wie sie dem Rande näher treten. (Als sehr geeignet erweist sich zu solchen Studien das Fuchsin-Methylenblau, das sehr scharfe und differente Bilder erzeugt.) Später treten die Nucleinelemente meistenteils nur noch am Rande des kleineren Nucleolarabschnittes auf, während sich in seinem Innern Vacuolen zu bilden beginnen. — Diese Beobachtungen an den Nucleineinschlüssen des Kernkörperchens sprechen ohne Zweifel sehr zugunsten meiner Annahme, es finde ein Stofftransport — und zwar besonders in Form von Basichromatin — aus dem Nucleolus in den Kern hinüber statt.

Aber noch eine andere, sehr interessante Erfahrung kann man bei diesen Untersuchungen machen: In den jüngeren Stadien der *Anodonta*-Eier ist jener Verkehr zwischen Nucleolus und Kern zweifellos sehr viel reger, wie später; das Leben pulsiert, so möchte man versucht sein zu sagen, auf dieser Stufe des Eies stärker, wie nachher. Nicht nur sind die Nucleinkörnchen auf den jüngsten Stufen des *Anodonta*-Eies im Nucleolus reichlicher vertreten, wie in späteren Stadien: Auch die Kernbrücken sind dort zahlreicher wie in den Eiern vorgeschrittenen

Alters. In den Nucleolen der jungen Eierstockseier wimmelt es geradezu von Fortsätzen, die nach allen Seiten in den Kern hineinstrahlen, während man sie später immer weniger häufig antrifft oder Mühe hat, sie überhaupt noch zu sehen. In dem Maße also, wie sich der cyanophile Teil des Nucleolus erschöpft an Basichromatin, nimmt auch die Zahl seiner Kernbrücken ab und damit auch der rege Verkehr, der seinerzeit auf ihnen stattfand, ganz besonders der Transport an Nuclein, der uns hier am meisten interessiert. Schließlich kann in den reifen Eiern der cyanophile Abschnitt des Nucleolus ganz verschwinden (Fig. 27). Aber auch da, wo er persistiert, hängt er sichtlich erschöpft an seinem mächtigen erythrophilen Begleiter oder löst sich auch von ihm ab und macht ganz den Eindruck, als ob er seine Rolle ausgespielt hätte. Nicht nur hat seine Größe bedeutend abgenommen: auch sein Inhalt birgt die Nucleinkörner nicht mehr, oder nicht mehr in der Menge, wie ehedem. — Dieses Moment spricht, meine ich, mehr als alles andre für die Annahme, das Nuclein des cyanophilen Kernkörperabschnittes sei in den Kern ausgewandert, das Basichromatin des letzteren sei nicht hier, im Kern, entstanden, sondern entstamme ursprünglich dem Nucleolus.

Wir sind also, an Hand unserer Präparate zur Überzeugung gekommen, daß der Nucleingehalt des Kernkörperchens während der Entwicklung des *Anodonta*-Eies allmählich abnimmt. Dasselbe läßt sich auch mit Rücksicht auf den Nucleingehalt des Kernes sagen: Im Kern der ausgewachsenen *Anodonta*-Eier habe ich — wie bereits gesagt — bis jetzt Nuclein nicht mit Sicherheit gefunden, während es im Kern der Ureier leicht und in relativ bedeutenden Mengen nachgewiesen werden konnte: In dem Maße, wie das *Anodonta*-Ei seiner Reife entgegen geht, schwindet der Nucleingehalt seines Kernes mehr und mehr und zwar verteilt sich die ursprünglich vorhandene Nucleinmenge — wie gesagt — nicht etwa bloß im Kerne herum: Nucleolus und Kern erschöpfen sich vielmehr an Nuclein. Im Nucleolus kann dies direkt verfolgt werden; der Kern aber könnte sein Nuclein unmöglich ganz verbergen, wenn er im reifen Zustande des Eies dieselbe Menge dieser Substanz bergen würde, wie im Stadium des Ureies. Da der Nucleolus die Nucleinerzeugung allmählich sistiert, ist es sehr wahrscheinlich, daß die sowieso schon bescheidene Menge des Kernnucleins beim Wachstum des Eies nach und nach ganz oder doch zum größten Teil aufgebraucht wird, sei es, daß das Nuclein allmählich in das Cytoplasma auswandert und dort in microsomalen Portionen deponiert bleibt, oder — was eher zutreffen möchte — daß es in den zur Einverleibung

der relativen gewaltigen Nährmasse in die Eizelle notwendigen chemischen Prozessen verbraucht wird. Es ist möglich, daß — wie auch ZACHARIAS meint — im reifen Ei noch ein Rest von Nuclein zurückbleibt und sei es auch nur in mikrosomalen Portionen des Cytoplasmas. Mir scheint indessen, daß auch im Kern winzige Mengen angetroffen werden könnten, wenn unsre Mittel ausreichen würden, sie sichtbar zu machen. Ich glaube nämlich in den Kernen auch der ausgewachsenen Eier etwa Körnchen zu sehen, die sich von ihrer Umgebung durch dunklere Nuance auszeichnen, so wie es in den reifenden Stadien, allerdings in bedeutend stärkerem Maße, der Fall war. Jene Mischfarbe, die in EHRLICH-BIONDIS Lösung dunkel- oder schwarzrot erschien, konnte, wie wir gesehen, beim wachsenden Ei aufgelöst werden in ein Rot und ein Grün — letzteres gehörte dem Nuclein an, — und es ist nicht ausgeschlossen, daß auch die wenig zahlreichen in EHRLICH-BIONDI dunkel pigmentierten Körnchen der Kerne ausgewachsener *Anodonta*-Eier ihre Mischfarbe der Anwesenheit bescheidener Portionen von Nuclein verdanken. Ebenso enthält das Netz- oder Wabenwerk des erythrophilen Nucleolarteiles möglicherweise etwas Nuclein.

Wie dem übrigens auch sei: Auf einen minimalen Rest ist das Nuclein in den reifen Eiern von *Anodonta* zweifellos zurückgegangen, auf einen Rest, den wir mit den gegenwärtigen Mitteln nicht mehr sicher nachzuweisen imstande sind und in diesem wichtigen Punkte stimmen die Untersuchungen von ZACHARIAS an *Unio* mit den meinigen an *Anodonta* überein; ich wage daher auch die Konsequenzen aus den in dieser Arbeit beschriebenen Beobachtungen zu ziehen.

Das Auffallendste an dem »reifen« Ei von *Anodonta* ist ohne Zweifel die Tatsache, daß es sein weiteres Wachstum einstellt: Von sich aus ist es zu einer weiteren Entwicklung nicht mehr befähigt. Diese Erscheinung, daß tierische Eizellen ihr Nuclein allmählig verlieren und in demselben Maße das Wachstum verlangsamen und schließlich einstellen, zusammen mit den bereits früher diskutierten Beobachtungen, wonach 1) die Kerne vegetativer Zellen (und zwar bei Pflanzen sowohl wie bei Tieren) immer reichlich Nuclein enthalten, daß 2) die vegetativen Kerne von Pollenkörnern, 3) die Stoffwechselkerne (Macronuclei) der Infusorien prall gefüllt sind mit Nuclein, daß also an denjenigen Orten, wo vegetative Prozesse sich abspielen, immer Nuclein angetroffen wird, während es sonst fehlen kann oder doch sehr zurücktritt, daß 4) die Regsamkeit des Wachstums und Stoffwechsels geradezu direkt proportional ist der Menge des vorhandenen Nucleins, alles das muß uns zur Überzeugung bringen, daß das Nuclein

bei vegetativen Prozessen unentbehrlich ist, daß das Nuclein die Prozesse des Wachstums und des Stoffwechsels beherrscht.

Das reife Ei von *Anodonta* stellt also sein weiteres Wachstum deshalb ein, weil ihm das zu vegetativen Prozessen unentbehrliche Nuclein mangelt; es ist »reif« in dem Momente, wo sein Nuclein erschöpft ist und »reif« sein wäre demnach für das Ei gleichbedeutend mit dem Verlust einer bestimmten Substanz (des Nuclein) und der diese begleitenden Energie. — Ein Ei, das noch Nuclein in erheblicheren Mengen enthält, ist also in diesem Sinne eigentlich noch nicht »reif«; denn es trägt die Bedingungen zu seiner weiteren Entwicklung in sich; es ist nicht absolut auf einen Anstoß von außen angewiesen, um den Weg des Wachstums und der Teilung einzuschlagen. Wenn also Eier noch mehr oder weniger leicht Nuclein nachweisen lassen, so haben sie nicht den »Reifezustand« erreicht, wie das »reife« Ei von *Anodonta, Unio* usw.; sie stehen vielmehr der gewöhnlichen, indifferenten, vegetativen Zelle näher und müssen daher auch vegetative Prozesse leichter inszenieren können: Sie müßten also z. B. zur Parthenogenese viel eher geeignet sein, als das »reife« tierische Ei, dem das Nuclein ganz oder bis auf Spuren verloren gegangen ist, eine Schlußfolgerung, welche durch die immer zahlreicher werdenden Fälle »natürlicher Parthenogenesis« bei Pflanzen, wie mir scheint, vollauf bestätigt wird. Das befruchtungsbedürftige Ei dagegen würde nur noch in seinen allerersten Stadien, phylogenetisch gesprochen, die Stufe der indifferenten, vegetativen Zelle rekapitulieren.

Schauen wir uns nunmehr das Spermatozoid von *Anodonta* an (s. Fig. 21, Taf. XXIII). Ein Schnitt durch die männliche Gonade, tingiert in Ehrlich-Biondis Gemisch, fällt schon dem unbewaffneten Auge auf den ersten Blick auf: die Stellen, wo die Spermatozoiden sich häufen, sind im Präparat grün gefärbt. Im Mikroskop erkennt man jedoch, daß nur der »Kopf« des Spermatozoids grün, allerdings leuchtend grün, gefärbt ist, während der Schwanz in seiner ganzen Länge rot tingiert wird. Intensivst rot ist ferner ein rundliches Gebilde, ein Knöpfchen, zwischen Spermakopf und Schwanz; diesem Knöpfchen entspringt direkt der Schwanz. Der Spermakopf selbst ist elliptisch; seine Grundsubstanz besteht nach meinen Versuchen aus Oxychromatin; aber auch an den Seiten des Kopfes ragt jederseits ein winziges, oxychromatisches, rundliches Gebilde über die Grenzen des Spermakopfes hinaus[1]. Das Basichromatin ist in einer schmalen, an das oxychromatische Knöpfchen des Schwanzes stoßenden Zone etwas heller gefärbt,

[1] Der Spermaschwanz ist sehr viel schwächer rot gefärbt, wie die oxychromatischen Anteile des Spermakopfes.

wie in den übrigen Teilen des Kopfes. Im Spermakopf fällt ferner besonders noch eine innere Partie auf, die in Form einer Linie den Kopf von vorn nach hinten durchzieht und zwar bis zur hellen Zone vor dem knöpfchenförmigen Mittelstück. Diese Linie ist ganz besonders stark gefärbt, dunkler noch wie die übrige, selbst schon intensiv grün tingierte Fläche des Spermakopfes. Ich kann also auch hier eine Beobachtung von ZACHARIAS, die er am Sperma von *Triton taeniatus* und Lachs machte, bestätigen. Er sagt (loc. cit. S. 171): »Bei der Untersuchung mit ZEISS' Apochromat sah man[1] eine feine, den Kopf der Länge nach durchziehende Linie. Es scheint hier wie beim Lachs im Kopfe ein innerer Teil von besonderer Beschaffenheit vorhanden zu sein.«

Die Schwänze des Spermas von *Anodonta* sind relativ sehr lang. Da in den Microtomschnitten, welche im Maximum 4 μ dick waren, leicht Teile der Spermaschwänze entfernt werden, habe ich auch hier lebendes Material zum Vergleich herangezogen und konstatieren können, daß die längsten Fäden bei 1000facher Vergrößerung die Schwänze der Fig. 21 noch um $^1/_3$ ihrer Länge übertreffen. Die lebenden Spermaschwänze führen sehr energische Bewegungen aus.

Das Basichromatin des Spermakopfes zeigt dieselben chemischen Reaktionen, wie dasjenige des Macronucleus der Infusorien, des Ureies von *Anodonta* usw.; es ist also Nuclein[2].

Wenn ZACHARIAS (loc. cit. S. 254) sagt: »Der Eikern (von *Marchantia polymorpha*) enthält im schärfsten Gegensatz zum Spermakern keine durch das eingeschlagene Verfahren nachweisbare Menge von Kernnuclein«, so besteht ein ähnlicher Gegensatz, wie wir gesehen, auch zwischen den männlichen und weiblichen Sexualzellen von *Anodonta*. In der Tat, man kann sich keine auffallendere färberische Differenz denken, als wie sie besteht zwischen einem »reifen« Ei von *Anodonta*, gefärbt nach EHRLICH-BIONDI-HEIDENHAIN, und dem »reifen« Sperma derselben Muschel, das dem gleichen Farbbade entstammt wie das Ei: Während der Schnitt durch das letztere intensiv rot ist, ist der Spermakopf leuchtend grün; während das *Anodonta*-Ei keine nachweisbare Menge von Nuclein mehr enthält, ist der Spermakopf prall gefüllt mit dieser Substanz.

Aus dieser Differenz zwischen den Sexualzellen von *Anodonta*,

---

[1] Im Spermakopf von *Triton taeniatus*, der Ref.

[2] Die aus den generativen Kernen der Pollenkörner höherer Pflanzen sich entwickelnden eigentlichen Befruchtungskörper entsprechen übrigens — abgesehen von den Schwänzen, die ihnen fehlen — vollkommen den tierischen Spermatozoiden. Eine bildliche Darstellung wird bald folgen.

Unio, Cyclas, Marchantia usw. ziehen wir zunächst den Schluß, daß das Nuclein nicht der Träger der Vererbungsmerkmale sein kann, es müßten sonst nur väterliche Merkmale vererbt werden. Selbst dann, wenn Spuren von Nuclein in den reifen Eiern zurückbleiben sollten, müßten wir die Annahme, diese Substanz sei der Träger der Vererbungstendenzen, fallen lassen, weil bei dem gewaltigen Übergewicht des Nucleins im Sperma auch die väterlichen Merkmale konstant überwiegen müßten. Der eigentliche Träger der Vererbungsmerkmale muß daher im Oxychromatin des Kerns gesucht werden.

Das Nuclein des Spermas spielt offenbar eine ganz andere Rolle; seine Bedeutung liegt auf einem andern Gebiete.

Wir haben oben der Überzeugung Ausdruck verschafft, daß das Ei von *Anodonta* deshalb in einen latenten Zustand gerate, weil ihm das für seine Weiterentwicklung notwendige Nuclein fehle. Die Entwicklung des Eies setzt aber bekanntlich sofort ein, sobald das Sperma in die weibliche Zelle eingedrungen ist und diese »befruchtet« hat. Da sich das Sperma — wenigstens der für die Befruchtung besonders wichtige Spermakopf — ganz besonders durch seinen Gehalt an Nuclein auszeichnet und vom Eikern unterscheidet, so liegt der Schluß nahe, das Sperma ersetze dem Ei die für vegetative Vorgänge unumgänglich notwendige Substanz, das Nuclein, dessen Eintritt in die Eizelle dieser die Fähigkeit und den Anstoß zum Wachstum, bzw. zur Entwicklung erteilt.

Damit stellen wir den Befruchtungsvorgang in die Reihe chemischer Reaktionen und zwar der fermentativen bzw. enzymatischen Prozesse ein: Das Nuclein spielt die Rolle eines Fermentes (Enzym), das die vegetativen Prozesse des Wachstums und des Stoffwechsels auslöst.

Von diesem Standpunkt aus sind uns die Ergebnisse der experimentellen Entwicklungslehre nicht mehr so rätselhaft, wie sie es bisher waren. Wir begreifen z. B., daß man auf künstlichem Wege, durch Lösungen, also durch gewisse Jonen, tierische Eier zur Entwicklung bringen oder ihnen mindestens den Entwicklungsanstoß geben kann: Wie man die saccharifizierende Wirkung des Ptyalin-Fermentes erreichen kann durch gewisse Jonen, so läßt sich auch das »Befruchtungs«-Ferment, das Nuclein, durch bestimmte Jonen ersetzen; eventuell vikarisiert das Nuclein artfremden Spermas, wie bei der Befruchtung von Seeigeleiern mit dem Sperma von Seesternen, Seelilien oder gar Mollusken.

Die Sexualität würde also, nach dem Gesagten, auf einer ganz bestimmten chemischen Differenz zwischen den Zellen beruhen. Den

deutlichsten Ausdruck findet diese Differenz darin, daß die eine Zelle frei ist von Nuclein, während die andere Zelle sehr reich ist an dieser Substanz[1]. Da, wo in den generativen Zellen immer noch Nuclein in erheblicherem Maße zurückbleibt, kann die Sexualität auch nicht scharf ausgeprägt sein: Beim Infusor der Fig. 3 (Taf. XXIII) kann man nicht von weiblichen und männlichen Tieren sprechen und die ungeschlechtliche Fortpflanzeng spielt hier eine große Rolle.

Ähnlich ist es, wie schon oben angedeutet, bei denjenigen Pflanzen, in deren Eiapparat noch Nuclein in relativ bedeutenden Mengen enthalten ist; ihre sexuelle Differenzierung steht hinter derjenigen bei höheren Tieren zurück und ihre Fortpflanzung neigt zur Parthenogenese.

Das setzt also voraus, daß wir in den parthenogenetisch sich entwickelnden Zellen konstant Nuclein antreffen müßten: Die Parthenogenese muß für meine Idee geradezu zum Prüfstein werden.

Bis zum Abschluß dieser Arbeit gelang mir wenigstens das Studium eines Falles; die Untersuchungen werden ausgedehnt, sobald ich mir frisches Material zu verschaffen im Falle sein werde.

In einem Tümpel bei Frauenfeld fing ich im vergangenen Herbst *Cyclas cornea* Lam. und zwar um frisches Vergleichsmaterial zu den Präparaten von *Anodonta* usw. zu bekommen. Ich war nun beim macroskopischen Beschauen der in Ehrlich-Biondi tingierten Schnitte im höchsten Grade erstaunt, größere, grün gefärbte Partien unterscheiden zu können; denn grün sticht aus einem nach Ehrlich-Biondi-Heidenhain gefärbten tierischen Gewebe nur die männliche Gonade durch und mir war eine derartige Ausdehnung des Hodensäckchens bei *Cyclas cornea* gänzlich unbekannt. Bei der mikroskopischen Untersuchung ergab es sich jedoch, daß die grün gefärbten Stellen der Leber der Muschel angehörten und aus zahlreichen Redien und Cerkarien von *Distomum cygnoides* Zeder bestanden.

Ich habe in Fig. 28, Taf. XXIII, einen Schnitt durch eine Redie, gefärbt in Ehrlich-Biondis Lösung, gezeichnet. Auffallend ist die Armut der Zellen an Oxychromatin und der Reichtum der Kerne an Nuclein. Lägen die Kerne weiter auseinander und wären die Zellgrenzen schärfer: Man könnte glauben, ein pflanzliches Gewebe vor sich zu haben.

In Fig. 29, Taf. XXIII, endlich ist ein »Keimkörper« einer Sporocyste aus den Kiemen von *Cyclas cornea* abgebildet. Die Zellen der »Keimkörper« zeigen drei auffällige Erscheinungen:

[1] Die Differenz im Oxychromatin dieser Zellen, als dem Träger der Vererbungsmerkmale, ist gegenwärtig noch nicht demonstrierbar.

1) kann in ihren Kernen leicht Nuclein und zwar in relativ bedeutenden Mengen nachgewiesen werden.

2) sind die Nucleolen dieser Kerne offenbar in regster Tätigkeit; ihre oxychromatische Grundmasse wimmelt nämlich förmlich von grünen Körnchen, die sehr leicht gesehen und als Nucleinelemente nachgewiesen werden können.

3) Das massenhafte Auftreten innerer und äußerer Kernbrücken läßt auf einen äußerst regen Stoffwechsel in diesen Zellen, bzw. ihren Kernen, schließen.

Gerade hier liegt wieder ein sehr schöner Fall vor, der einerseits die Überlegenheit der Tinktion nach Ehrlich-Biondi über die andern, bis jetzt gebräuchlichen Färbeverfahren beweist, anderseits die innigen Beziehungen zwischen dem Nuclein des Kernes und demjenigen des Nucleolus demonstriert.

Die Zellen der fertigen Redie enthalten, wie aus der Zeichnung hervorgeht, in ihren Kernen erheblich mehr Nuclein, wie die Zellen der »Keimkörper«, aus denen die Redie entsteht. Dagegen sind die Nucleolen jener Zellen bis auf einen minimen Rest verschwunden; immer aber enthält selbst dieser Rest noch Nuclein, so daß man bei der Besichtigung dieser Präparate unweigerlich zu der Überzeugung kommen muß, daß sich hier nach und nach die gesamte Nucleolarsubstanz in Nuclein verwandelt.

Die Zellen der »Keimkörper« dagegen zeigen bei geringerem Nucleingehalt ihrer Kerne bedeutend größere Nucleolen. Über deren Bedeutung kann niemand im Zweifel sein, der meine Präparate und meine Versuche gesehen: diese Nucleolen liefern dem Kern auf den zahlreich vorhandenen Nucleolarforsätzen das Nuclein und die Kerne der Zellen des Redienkörpers sind deshalb reicher an Nuclein wie diejenigen der »Keimkörper«, weil sich die Nucleolen der Kerne der »Keimkörper«-Zellen allmählich in Kernnuclein verwandeln.

Die Zellen der »Keimkörper« der Sporocysten und Redien von *Distomum cygnoides* weisen also in ihren Kernen in der Tat deutlich nachweisbare Mengen von Nuclein auf, und es ist daher anzunehmen, daß sich meine Voraussetzung in der Parthenogenese ganz allgemein bestätigen werde[1].

---

[1] Während der Drucklegung der vorliegenden Arbeit konnte ich eine Bienenkönigin in meinen Besitz bringen. Die Kerne ihrer (reifen!) Eierstockseier zeichnen sich durch gewaltige Nucleinmengen aus. Die bildliche Darstellung dieser Beobachtung muß ich allerdings einer folgenden Publikation zuweisen.

Ferner untersuchte ich *Aphis alni*. Auch hier enthalten die parthenogenetisch sich entwickelnden Eier reichlich Nuclein, und wenn wir oben von dem

Aber auch die Regeneration eines Gewebes wird abhängig sein müssen von dem Kernnuclein seiner Zellen. Die Regenerationsfähigkeit eines Zellkomplexes müßte um so bedeutender sein, je größer der Gehalt der Kerne des regenerierenden Gewebes an Nuclein ist; sie müßte verschwinden, falls die Menge des Nucleins unter einen bestimmten Betrag sinken oder gänzlich verausgabt würde.

Unter diesem Gesichtspunkte betrachtet wären z. B. die verschiedenen Gewebe des menschlichen Körpers sehr verschieden regenerationsfähig. Während z. B. die Leber ein Organ sein müßte, das zufolge des Nucleingehaltes seiner Zellkerne in hohem Maße regenerationsfähig wäre, käme dem Centralnervensystem die Fähigkeit der Regeneration nur in sehr bescheidenem Maße oder gar nicht mehr zu. Die Erfahrungen, die wir hier bis jetzt gesammelt, bestätigen bekanntlich diese Voraussetzung.

Die Untersuchungen werden übrigens in der hier skizzierten Art weitergeführt und es wird sich dann zeigen, inwieweit die soeben entwickelten Ideen auch auf pathologische Fälle (Carcinome) Anwendung finden können.

Frauenfeld (Schweiz), Dezember 1910.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXIII.

n, Kern; *nn*, Nucleolus; *ma*, Macronucleus; *mi*, Micronucleus.

Fig. 1. *Lilium croceum* Ch. Längsschnitt durch eine Embryosackanlage mit vier Kernen (1—4). Abs. Alkohol. Ehrlich-Biondi. 420/1.

Fig. 23. *Lilium croceum.* Vegetative Zelle aus der Nachbarschaft der Fig. 1. Nur der Kern ist gezeichnet. Kern voll Basichromatin (Nuclein). Auch der (größere) Nucleolus enthält Nucleinkörnchen. Drei sehr deutliche (äußere) Kernbrücken.

Fig. 2. *Epistylis.* Totopräparat. Abs. Alkoh. Ehrlich-Biondi. 1000/1.

Fig. 3. Ciliates Infusor aus den Kiemen von *Anodonta* (Nußbaumer-See bei Frauenfeld) lebend gezeichnet. Macronucleus sichtbar. 420/1.

Fig. 4. Infusor der Fig. 3. Nur die beiden Kerne und ihre nächste Umgebung wurden gezeichnet. Abs. Alkoh. Ehrlich-Biondi. 1000/1.

Fig. 5. Wie in Fig. 4. Macronucleus mit Kernbrücken (besonders deutlich bei »*br*«). Abs. Alkoh. Ehrlich-Biondi. 1000/1.

---

scharfen Gegensatz zwischen Eikern und Spermakern sprachen, so besteht derselbe prinzipielle Unterschied zwischen dem Kern eines befruchtungsbedürftigen und demjenigen eines parthenogenetisch sich entwickelnden Eies.

Fig. 6. Wie in Fig. 4. Präparat in absolutem Alkohol fixiert, dann 1 Stunde in 1% KOH. Färbung nach Ehrlich-Biondi. Kernbrücken zwischen Macro- und Micronucleus und zwischen ersterem und dem Cytoplasma. 1000/1.

Fig. 7. Micronucleus stärker vergrößert. Basichromatische Netze und Kügelchen in der oxychromatischen Grundsubstanz. Abs. Alkoh. Ehrlich-Biondi.

Fig. 22. Macro- und Micronucleus des Infusors Fig. 3. Abs. Alkoh. Pepsin-Salzsäureverdauung (24 Stunden). Zwei Micronuclei. Ehrlich-Biondi. 1000/1.

Fig. 8. *Anodonta piscinalis.* Eierstocksei. Nur Kern und Nucleolus sind gezeichnet. Der größere Teil des Nucleolus scharf umrandet, der kleinere mit inneren Kernbrücken (Nucleolarfortsätzen). Abs. Alkoh. Ehrlich-Biondi. 1000/1.

Fig. 24. *Anodonta.* Vegetative Zelle aus der Nachbarschaft der Eizelle der Fig. 8. Kern mit Basichromatin (Nuclein) gefüllt. Der Nucleolus enthält ebenfalls Basichromatin. Eine deutliche (äußere) Kernbrücke. Abs. Alkohol. Ehrlich-Biondi. 1000/1.

Fig. 9. *Anodonta.* Eierstocksei. Kern und Nucleolus. Der größere Abschnitt des Nucleolus zeigt ein deutliches Netz mit Körnchen in den Knotenpunkten des Wabenwerkes. Abs. Alkoh, Boraxkarmin (ohne HCl) + Methylgrün. 1000/1.

Fig. 10. Wie in Fig. 9. Kern nur teilweise gezeichnet. Größerer Teil des Nucleolus scharf umrandet, der kleinere mit sehr deutlichen Brücken. 1000/1.

Fig. 11. *Anodonta.* Eierstocksei. Kern und Nucleolus. Kern nur teilweise gezeichnet. Abs. Alkoh. Fuchsin-Methylenblau. Der größere Nucleolarabschnitt ist erythrophil, enthält aber ein blau gefärbtes Netzwerk mit Körnchen; er ist scharf umrandet. Der kleinere Nucleolarteil ist cyanophil und zeigt mehrere sehr deutliche Brücken. 1000/1.

Fig. 12. *Anodonta.* Eierstocksei. Nur der Nucleolus ist gezeichnet. Er ist dreiteilig. Der größere Abschnitt des Nucleolus mit deutlichem Netz; im kleinen Buckelchen ebenfalls zwei tiefblaue Punkte. Abs. Alkoh. Fuchsin-Methylenblau. 1000/1.

Fig. 13. *Anodonta.* Eierstocksei. Nucleolus. Abs. Alkoh. Eosin-Methylenblau. 1000/1.

Fig. 14. *Anodonta.* Eierstocksei. Kern und Nucleolus. Der größere Abschnitt des Nucleolus ist — mit Ausnahme seines Netzes — aufgelöst; der kleinere ist mit seinen Brücken erhalten geblieben. 0,1% HCl. Abs. Alkoh. Ehrlich-Biondi. 1000/1.

Fig. 15. *Anodonta.* Eierstocksei. Nucleolus mit seiner nächsten Umgebung. Der größere Teil des Nucleolus ist bis auf das (grüngefärbte?) Netz verschwunden. Der kleinere Abschnitt ist mit seinen Brücken erhalten geblieben. In diesem Teil Vacuole. 1% Essigsäure (2 Std.) . Abs. Alkoh. Ehrlich-Biondi. 1000/1.

Fig. 16. *Anodonta.* Urei. Nucleinelemente im Kern und im Cytoplasma. Abs. Alkoh. Pepsin-Salzsäureverdauung (1 Std.) Ehrlich-Biondi. 1000/1.

Fig. 17. *Anodonta.* Eierstocksei. Kern und Nucleolus. Nucleolus zweiteilig. Nucleinelemente im Kern und im kleineren Abschnitt des Nucleolus.

Der größere Abschnitt des Nucleolus bis auf das sehr schwach wahrnehmbare (grüngefärbte?) Netz verschwunden. Der kleinere Nucleolarabschnitt zeigt eine sehr deutliche, grün gefärbte Brücke. Abs. Alkoh. Pepsin-Salzsäureverdauung (1 Std.). Ehrlich-Biondi. 1000/1.

Fig. 18. *Anodonta.* Eierstocksei. Älter wie Fig. 17. Gerüst des Cytoplasmas noch nicht völlig verdaut. Nuclein im Kern und im kleineren Abschnitt des Nucleolus. Abs. Alkoh. Pepsin-Salzsäureverdauung (1 Std.). Ehrlich-Biondi. 1000/1.

Fig. 19. *Anodonta.* Eierstocksei. Kern mit deutlich grün gefärbtem Netzwerk und Körnchen. 0,2% HCl. (1 Std.). Abs. Alkoh. Ehrlich-Biondi. 1000/1.

Fig. 20. *Anodonta.* Eierstocksei. Nucleus und Nucleolus. Beide mit deutlich basichromatischen Körnchen und Netzen. Der größere Abschnitt des Nucleolus bis auf sein (grünes?) Netz verschwunden; der kleinere Abschnitt zeigt noch die oxychromatische Grundlage und in ihr — meist randständig — basichromatische Elemente. 0,2% HCl. Abs. Alkoh. Ehrlich-Biondi. 1000/1.

Fig. 21. *Anodonta.* Spermatozoiden. Abs. Alkoh. Ehrlich-Biondi. 1000/1.

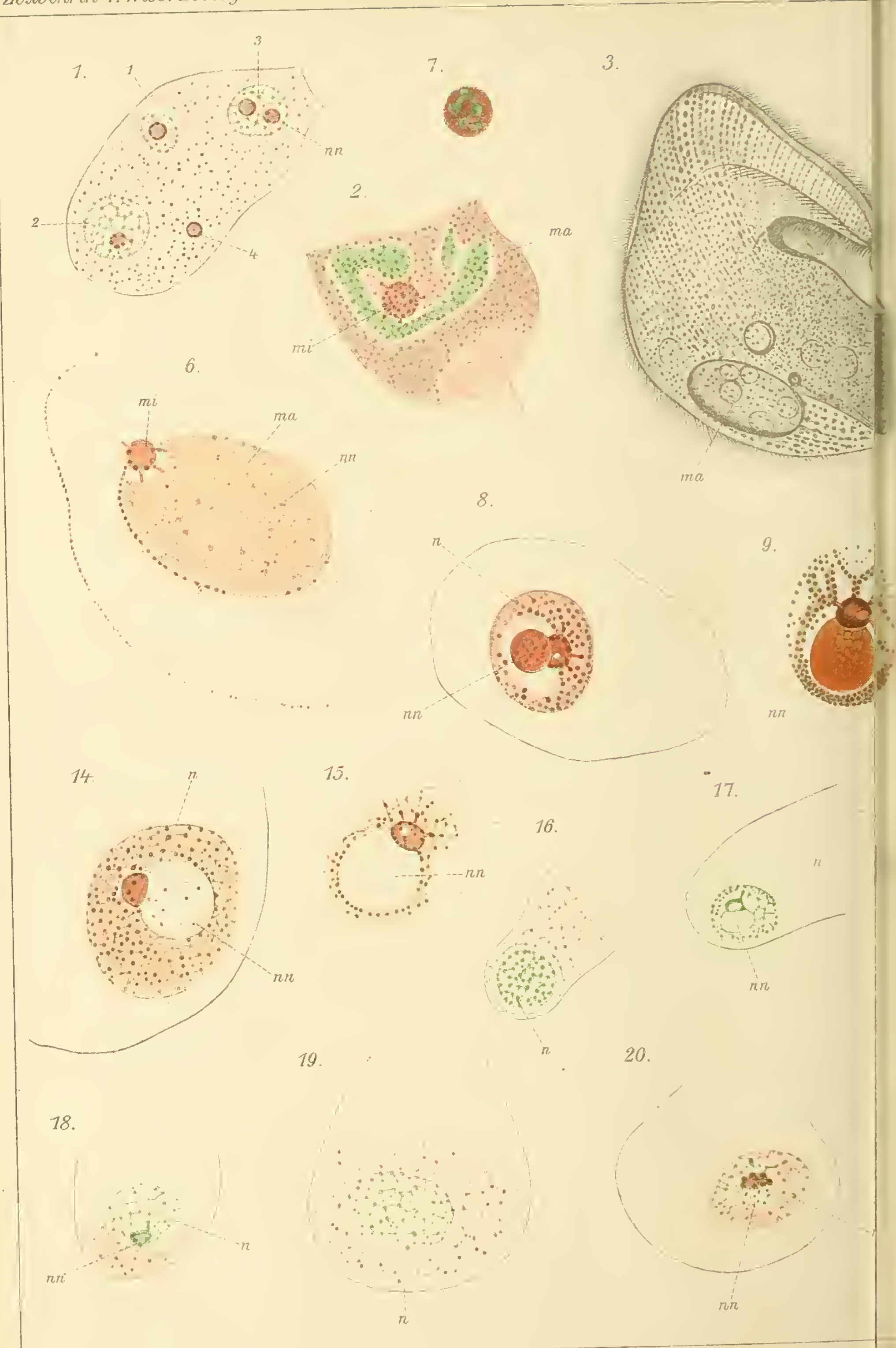
Fig. 25. *Lilium candidum.* Archespor. Längsschnitt. Die beiden Nucleolen zeigen sehr viele Fortsätze (innere Kernbrücken). Hier und da sieht man sowohl im Kern, wie in den Nucleolen Körnchen in deutlich grüner Färbung. Mehrere äußere Kernbrücken. Abs. Alkoh. Ehrlich-Biondi. 1000/1.

Fig. 26 Vegetative Zelle aus der Nähe des Archespors der Fig. 25. Kern prall mit Nuclein gefüllt. Nucleolen ebenfalls mit basichromatischen Elementen. Innere und äußere Kernbrücken. Derselbe Schnitt wie Fig. 25. 1000/1.

Fig. 27. *Anodonta.* Erythrophiler Teil des Nucleolus eines reifen Eies. Im Innern ein dichtmaschiges blaugefärbtes Netz- oder Wabenwerk mit blauen Körnchen in den Knotenpunkten. Der cyanophile Abschnitt ist nicht mehr vorhanden. Abs. Alkoh. Fuchsin-Methylenblau. 1000/1.

Fig. 28. Teil einer Redie von *Distomum cygnoides* Zeder aus der Leber von *Cyclas cornea* Lam. Kerne reich an Nuclein. Abs. Alkoh. Ehrlich-Biondi. 415/1.

Fig. 29. »Keimkörper« aus einer Sporocyste von *Distomum cygnoides* Zeder. Kerne enthalten relativ viel Nuclein und große Nucleolen, die sehr zahlreiche Nucleinelemente bergen. Abs. Alkohol. Ehrlich-Biondi. 1000/1.



Stauffacher n. Praep. gez.

Verlag



in Engelmann in Leipzig.
Lith.Anst v. Johannes A[illegible], Jena


BRITISH MUSEUM
Z D
NATURAL HISTORY

Vergleichend-embryologische Studien.

(Zur Frage über die Bedeutung der Cölomhöhlen.)

Von

V. Faussek, †

Professor der höheren Frauenkurse und des medizinischen Fraueninstituts in St. Petersburg.

Mit Tafel XXIV—XXVII.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Vorwort von S. Awerinzew 529

I. Über die Notwendigkeit der Existenz von Eliminationsprozessen bei der Entwicklung des Embryo 531

II. Aus der Entwicklungsgeschichte der Schabe (*Blatta germanica*) . . . 534

A. Ablagerung der Harnsäure im Embryo der Schabe 534

B. Das Cölom 538

C. Die Bluträume (Trophocöl, Leibeshöhle) und das Herz . . . 546

D. Schlußfolgerungen 561

III. Excretorische Elimination beim Gastropodenembryo 566

IV. Aus der Entwicklungsgeschichte der Spinnen (*Araneina*). 567

A. Literarische Angaben über die Entwicklung des Cöloms, des Herzens und der Rectalblase 567

B. Das Cölom und das Herz 576

C. Die Macrocyten 586

D. Die Rectalblase 598

E. Schlußfolgerungen 601

V. Über die Excreteliminierung 608

VI. Anhang 614

Literaturverzeichnis 618

Tafelerklärung 622

Vorwort.

Die hiermit im Druck erscheinende Abhandlung ist die letzte vollendete Arbeit des zu früh verstorbenen Prof. V. Faussek († 1910); sie war zwischen den hinterlassenen Papieren in fast druckfertigem

Zustande gefunden worden; die Familie des Verstorbenen übergab mir die Arbeit zur Veröffentlichung.

In vorliegender Arbeit hat Prof. Faussek sein Augenmerk der Frage zugewendet, die ihn seit langem bereits interessierte, nämlich der Frage über die Bedeutung des Cöloms; in seiner vorhergehenden Arbeit: »Die Ablagerung des Guanins bei Spinnen« (Mém. Ac. Sc. St. Pétersbourg, VIII. Sér. T. XXVI. Nr. 3) finden sich unter andern folgende Zeilen: »Solange der Embryo sich im Ei entwickelt, befindet er sich dem Wesen nach in derselben Lage: in ihm geht eine Zerstörung von Eiweißsubstanzen vor sich, in ihm entstehen Zerfallsprodukte, die nicht nach außen ausgeschieden werden können. Wo bleiben dieselben? wo und in welcher Form werden sie im Embryo aufbewahrt? Auf diese Frage haben wir vorläufig keine Antwort, ich halte sie jedoch für eine der Grundfragen der vergleichenden Embryologie (da meiner Meinung nach, mit ihr die Frage nach der Bedeutung der Cölomhöhlen verknüpft ist). In meiner nächsten Arbeit, in der nächsten Zukunft, hoffe ich auf sie zurückzukommen.«

Die hier zum Druck gebrachte Abhandlung ist nun diese Arbeit, in welcher weil. Prof. V. Faussek auf die im angeführten Zitat gestellte Frage zurückkommen wollte. Prof. V. Faussek hat keinen Titel seiner Arbeit hinterlassen, doch glaube ich, daß der von mir gegebene Titel dem in der Arbeit berührten Thema nahe kommt — er ist mir gleichsam von den angeführten Zeilen vorgesagt.

In der Abhandlung habe ich nichts geändert, da ich irgendwelche Änderungen für unnötig und unmöglich halte. Ich habe bloß die Zeichnungen ausgesucht, zu ihnen die Hinweise im Text angegeben, die Figurenerklärung gegeben, und wo es nötig war, die Figuren mit Buchstabenbezeichnungen versehen[1]; außerdem habe ich noch das Verzeichnis der im Text angeführten Literatur zusammengestellt. Sämtliche hier beigefügten Zeichnungen hat die Gemahlin des Verstorbenen, Frau Prof. J. J. Faussek, ausgeführt, von welcher auch fast sämtliche Figuren in den Arbeiten von Prof. V. Faussek gemacht worden sind.

Die vorliegende Arbeit hat Prof. V. Faussek ebenso wie die vorhergehende über die Ablagerung des Guanins bei Spinnen in Gemeinschaft mit einer seiner Zuhörerinnen, Frl. E. Jermolenko, der Assistentin für Zoologie am medizinischen Fraueninstitut, gemacht. Sie hat fast

[1] Leider sind die Kapitel über die Entwicklung des Cöloms, des Herzens und der Rectalblase bei Spinnen ohne Zeichnung geblieben.

sämtliche Präparate angefertigt, welche der vorliegenden Arbeit als Material gedient haben[1].

Es sei mir gestattet hier Worte des weil. Prof. V. FAUSSEK aus seiner letzten Arbeit anzuführen:

»Zahlreiche Beschäftigungen und Pflichten haben mir in der letzten Zeit wenig Zeit zu wissenschaftlichen Arbeiten gelassen; ich hätte nichts leisten können, wenn ich nicht unter meinen Schülerinnen eifrige und gewissenhafte Helferinnen gefunden hätte. Mit Bereitwilligkeit nahmen sie mein Anerbieten an, an meinen Arbeiten teilzunehmen und haben mir viel Beistand geleistet: von materieller Seite gehört ihnen der Löwenanteil meiner Arbeit an . . . Die in der vorliegenden Arbeit niedergelegten Beobachtungen habe ich auf Grundlage der von meinen Mitarbeiterinnen angefertigten Präparate gemacht. Die materielle Arbeit gehört ihnen an; die allgemeine Leitung, das Studium der Präparate und der Literatur stellt meine Arbeit dar . . .«

Zwei Jahre (1907—1910) habe ich am zoologischen Kabinet der höheren Frauenkurse als Leiter der Praktika der Zuhörerinnen neben Prof. FAUSSEK gearbeitet. Vorher kannte ich ihn als Gelehrten, in dieser Zeit lernte ich ihn als Mensch kennen — vorher achtete ich ihn, in diesen zwei Jahren habe ich ihn liebgewonnen und ihm das Gefühl aufrichtiger Anhänglichkeit entgegengebracht. Möge die geringe Mühe, die ich bei der Herausgabe der vorliegenden Arbeit in der Form, in welcher sie aus der Hand von Prof. V. FAUSSEK erschienen wäre, angewandt habe, wenn auch nur ein schwacher und verspäteter Ausdruck meiner Dankbarkeit gegenüber dem Andenken von Prof. FAUSSEK sein, für sein warmes und freundschaftlich-teilnehmendes Verhalten zu mir, welches ich stets bei ihm angetroffen habe.

St. Petersburg, Februar 1911.

S. AWERINZEW.

I. Über die Notwendigkeit der Existenz von Eliminationsprozessen bei der Entwicklung des Embryo.

Im Laufe der Embryonalentwicklung des Tieres, d. h. während der Entwicklung des Embryo aus dem Ei, innerhalb der Eihülle oder überhaupt bis zum Anfang seines freien Lebens, findet im Embryo,

[1] Falls die Präparate nicht von Frl. E. JERMOLENKO gemacht worden sind, sondern von andern, so habe ich es in der Figurenerklärung vermerkt.

gleichfalls wie in jedem Organismus, wie in jedem Protoplasma überhaupt, der Prozeß des Stoffwechsels statt. Einerseits, die Ernährung des Embryo, zu welchem Zwecke die Nahrungsstoffe auf verschiedene Weise herbeigeschafft werden: durch Ablagerung von Nahrungsdotter im Protoplasma der Eizelle selbst; Einschließen der Eizelle in eine mit Eiweiß gefüllte Kapsel; Resorption und Auffressen durch die Eizelle, bzw. den Embryo von andern in Zerfall begriffenen zelligen Elementen — von Nähr- oder Dotterzellen, zuweilen auch von andern der weiteren Entwicklung fähigen Embryonen [*Platodes* (bei denen aber diese Tatsache in der letzten Zeit bestritten wird; so z. B. bei den Trematoden dienen die sog. Dotterzellen keineswegs zur Ernährung des Embryo, sondern zur Bildung der Eischale (Goldschmidt 1909); *Gastropoda*; *Oligochaeta*; *Salamandra atra*]. Endlich die parasitische Ernährung des Embryo innerhalb des mütterlichen bzw. väterlichen Organismus — das parasitische Gebären von lebenden Jungen, das in seiner größten Entwicklung zur Ernährung des Embryo vom Blute der Mutter führt.

Auf Kosten dieses Nährmaterials, welches auf die eine oder andre Weise geliefert wird, findet die Ernährung des Embryo bzw. das Wachstum und die Vermehrung seiner Zellen statt.

Zu gleicher Zeit finden auch die Erscheinungen des Zerfalls statt, der Verbrennung in den Zellen, die Bildung von Zerfalls- bzw. von Oxydationsprodukten der Bestandteile des Protoplasmas und des embryonalen Nährmaterials. Als letzte Produkte dieser Oxydationsprozesse müssen Kohlensäure, Wasser sowie Zerfallsprodukte der stickstoffhaltigen organischen Substanzen (der Eiweißstoffe) gebildet werden — Harnsäure, Harnstoff, Guanin u. a.

Als physiologisches Postulat erscheint die Notwendigkeit der Befreiung des Embryo von diesen in ihm sich bildenden Zerfallsprodukten, denn eine irgendwie bedeutende Anhäufung derselben in den Zellen bzw. interzellulären Säften des Embryo, würden zur Autointoxikation führen und für den Embryo tötlich sein. Der Embryo muß von ihnen befreit werden. Doch diese Aufgabe, obwohl einfach in dem Fall, wo der Embryo sich sehr früh, auf einem sehr frühen Entwicklungsstadium aus der Eischale befreit und ein selbständiges, aktives Leben zu führen anfängt, oder in dem Fall, wo eine Möglichkeit des unmittelbaren Stoffwechsels zwischen dem Blutkreislauf des Embryo und demjenigen der Mutter, in deren Körper er zur Entwicklung kommt (*Mammalia deciduata*), sich einstellt, bildet ein kompliziertes Problem in den zahlreichen Fällen, wo der Embryo während mehr

oder weniger langer Zeit innerhalb einer dichten, oft sehr festen Eihülle oder Schale sich entwickelt. Ein solcher Embryo stellt in einem gewissen Maße einen vom umgebenden Medium isolierten Körper dar: es existiert für ihn die Möglichkeit des Gasstoffwechsels — Resorption des Sauerstoffs oder Ausscheidung der Kohlensäure, sowie, bis zu einem gewissen Grade, die Möglichkeit der Resorption bzw. Ausscheidung von flüssigen Stoffen — entweder durch Diffusion (im Wasser), oder durch Verdunstung (an der Luft); — es kann aber weder Aufnahme noch Ausscheidung von festen Stoffen zustande kommen.

Die Befreiung der Gewebe von den Zerfallsprodukten bietet demnach keineswegs immer die gleichen Schwierigkeiten für den Embryo dar: während z. B. die Kohlensäure leicht durch die Eischale diffundiert und ins Wasser oder in die Luft entweicht, stellen Harnsäure, Harnstoff, Guanin und ähnliche Körper, feste, im Wasser nur mehr oder weniger lösliche Substanzen dar. Sie können aus dem Organismus nur im festen oder gelösten Zustand entfernt werden. Aber deren Ausscheidung aus dem Embryo im flüssigen Zustand bzw. deren Erscheinen in der innerhalb der Eihülle, zwischen derselben und dem Embryo eingeschlossenen Flüssigkeit würde die unmittelbare Vergiftung des Mediums, in dem der Embryo lebt, herbeiführen; diese Gefahr wird noch vermehrt, wenn die Eier zu mehreren in eine gemeinsame Kapsel bzw. Kokon eingeschlossen sind. Bei den Eiern aber, die sich an der Luft entwickeln, stellt die Entfernung von stickstoffhaltigen Zerfallsprodukten noch größere Schwierigkeiten dar.

Es ist klar, daß die Ausscheidung des Embryos von seinen Zerfallsprodukten bis zum Moment seines Freiwerdens aus der Eihülle bzw. Schale mit Schwierigkeiten und mit Gefahr der Intoxikation des Mediums, in dem er lebt, verbunden erscheint; die Anhäufung dieser Produkte aber in den Zellen, sowie den intercellulären Räumen des Embryos würde tötlich sein, d. h. zu unmittelbarer Autointoxikation führen.

Aus dieser physiologischen Schwierigkeit ist aber doch noch ein Ausgang gegeben; es erscheint die Elimination der Zerfallsprodukte im Innern des Embryos selbst möglich: deren Anhäufung an bestimmten Stellen des Embryokörpers entweder in fester Gestalt — in speziellen Zellen, oder in flüssiger Form, in Lösung — in besonderen dazu bestimmten, undurchdringlichen Höhlen, wo diese Substanzen, vom allgemeinen Stoffkreislauf des Embryos ausgeschlossen und in besonderen Räumen isoliert, ohne Schaden für den Organismus aufbewahrt werden könnten bis zu dem Zeitpunkt, wo er aus der festen Hülle ins Freie

kommt und die Möglichkeit eines leichteren Austausches von chemischen Substanzen mit dem umgebenden Medium erhält.

Nach Tangl und Farcas (1904) findet bei der Entwicklung des Forelleneies keine Diffusion von organischen Substanzen durch die Eihülle statt: im Wasser, in dem die Entwicklung der Eier vor sich geht, vermag die Analyse keinen Gehalt an organischen Stoffen zu entdecken, so lange die Eier leben: »Die organischen Stoffwechselprodukte, die sich während der Entwicklung des Embryos bilden, bleiben also bis zum Ausschlüpfen des letzteren im Ei (S. 626)«. Die Eiweißstoffe verbrennen, aber es wird kein Stickstoff ausgeschieden. »Die Forelleneier geben also ebensowenig wie die Seidenspinneneier während des Bebrütens N in elementarer Form oder in Form flüchtiger Verbindungen aus. Daraus, daß die Menge des N unverändert bleibt, folgt natürlich nicht, daß die Menge der Eiweißkörper unverändert geblieben ist . . . Nur weil die N-haltigen Zersetzungsprodukte des Eiweißes bis zum Ausschlüpfen des Embryos im Ei zurückgehalten werden, bleibt der N-Gehalt des letzteren unverändert.« (S. 634). Wir weisen darauf hin, daß gerade bei der Forelle die Ausscheidung von embryonalen Excreten nach außen ohne Intoxikationsgefahr stattfinden könnte, weil deren Eier im rasch fließenden Wasser sich entwickeln.

Das gleiche geschieht bei der Entwicklung der Insekteneier. Bei der Entwicklung des Seidenspinneneies, analog wie bei dem Vogelei — »während der Bebrütung nimmt es aus der Außenwelt nur Sauerstoff, eventuell Wasser auf und gibt Kohlensäure und Wasser ab. Nach unsern jetzigen Kenntnissen werden also ebenso, wie bei dem Vogelei, von außen keine chemische Energie enthaltenden Substanzen zugeführt; andererseits entweichen auch keine energiehaltigen Substanzen (S. 491)«. Was den Stickstoff anbetrifft, so wird derselbe von den Seidenspinneneiern weder resorbiert, noch ausgeschieden: der gesamte Stickstoff der Eier bleibt in den Embryonen erhalten. »Die Eier geben hiernach während des Bebrütens keinen N in elementarer Form aus und assimilieren auch keinen.« Es findet gewiß eine Zerstörung der Eiweißkörper statt, aber deren N geht in andre Verbindungen über, die im Körper des Embryos zurückgehalten werden (Farcas (1903, S. 491, 516). Bei der Entwicklung des Hühnchens aus dem Ei ebenfalls: »während der Bebrütung geht aus dem Eiinhalte kein N verloren« (Tangl u. Mituch, 1908, S. 458).

Es erscheint nun eine Aufgabe der Embryologie, dasjenige Organ oder diejenige Stelle bzw. Stellen im Embryo aufzufinden, wo die in demselben sich bildenden Produkte des Stoffwechsels ohne Schaden bis zum Moment seines Ausschlüpfens deponiert werden können.

II. Aus der Entwicklungsgeschichte der Schabe (Blatta germanica).

A. Ablagerung der Harnsäure im Embryo der Schabe.

Ein ausgezeichnetes Beispiel der Befreiung des Embryos von den stickstoffhaltigen Zersetzungsprodukten durch Elimination, durch deren Ablagerung in Form von festen Partikelchen in besonderen

Zellen des Embryo sehen wir bei der embryonalen Entwicklung der Schabe (*Blatta germanica*).

Die Eier der Schabe sind bekanntlich in besonderen Kapseln eingeschlossen, welche das Weibchen eine Zeitlang mit sich trägt; in jeder Kapsel sind mehrere Dutzend Eier enthalten, die in zwei Reihen gelagert sind; die voneinander durch dünne Scheidewände getrennten Eier legen sich eng aneinander.

Während der embryonalen Entwicklung der Schabe findet im Embryo eine Ablagerung von festen, an Mineralien erinnernden Concrementen statt, die nach ihren chemischen Reaktionen als harnsaure Salze, allem Anschein nach als harnsaures Natrium sich erwiesen (Cholodkowsky, 1891). Dieselben werden in dem sich bildenden Fettkörper des Embryos abgelagert.

Als erster hat darauf Patten (1884) hingewiesen: "In the Embryos of *Blatta* as well, as in those of most, if not all other insects there appears in each of the segments at a certain time a great number of clear, highly refractive particles, that at first might be taken for oil globules, and which have — always been regarded as such. On more careful examination, however, it will readily be seen, that this supposition is incorrect" (S. 595). Die chemische Analyse erweist, "that they are some salts of uric acid".

Patten spricht aber kein Wort darüber, wo, namentlich in welchen Zellen des Embryos diese Concremente sich befinden.

Wheeler (1889) bestätigt die Angaben von Patten, indem er erwähnt, daß die von demselben beschriebenen "refractive granules" im Fettkörper liegen (S. 351).

Blochmann (1887) spricht von den Harnsäureconcrementen im Fettkörper der erwachsenen Schabe und darauf, beim Reden über den Schabenembryo, behauptet er, daß auch im Fettkörper des Embryos vom Moment seines Auftretens ebensolche Harnsäureconcremente sich befinden.

Endlich die ausführlichsten Angaben über die genannten Ablagerungen werden von Cholodkowsky (1891) mitgeteilt: »Um die Beschreibung des Fettkörpers (des Embryos) zu beschließen, habe ich noch einer interessanten Erscheinung zu erwähnen, die auch von andern Forschern beobachtet worden ist. Ich spreche von kleinen glänzenden Kügelchen, die sich sehr oft im Fettkörper vorfinden und in einigen Fällen große, die Somitenhöhle zum größten Teil erfüllende und sogar in die Extremitäten etwas hineinragende Anhäufungen bilden (Fig. 25, 61). Mit der Entwicklung der Leibeshöhle und des Fettkörpers vergrößern sich diese Anhäufungen und schimmern bei auffallendem Lichte als kreideweiße, segmental angeordnete Massen durch die Körperwand hindurch, indem sie in dieser Weise die metamere Teilung der Leibeshöhle veranschaulichen (S. 56).

Sie lösen sich leicht im Wasser. Vollkommen ähnliche Körperchen finden sich im Fettkörper der erwachsenen Schabe; die chemischen Reaktionen beweisen zweifellos, daß wir es mit den Salzen der Harnsäure, wahrscheinlich dem harn-

sauren Natrium zu tun haben. »Die Concremente sind ohne Zweifel Produkte des Stoffwechsels, welche sich im Fettkörper ablagern« (S. 56)[1].

Wie aus der angeführten Literatur ersichtlich, lösen sich diese Ablagerungen, die wahrscheinlich aus alkalischen Salzen der Harnsäure bestehen, leicht im Wasser; deswegen bekommt man sie nur auf Präparaten aus denjenigen Embryonen zu sehen, die bei der Bearbeitung nicht ins Wasser oder wässerige Lösungen (z. B. Farben) eingetaucht wurden. Daher fehlen sie an den mit Hämalaun oder Anilinfarben gefärbten Präparaten. Demgegenüber sind die auf den Präparaten in starkem Alkohol (zuweilen mit Salpeter- oder Essigsäure angesäuert) fixierten und ohne Färbung in toto in Kanadabalsam eingeschlossenen Embryonen gut sichtbar; oder auch auf ungefärbten Schnitten aus solchen Embryonen, die in gleicher Weise fixiert und nach der üblichen Methode in Paraffin eingebettet, aber nicht gefärbt und deswegen nicht mit dem Wasser in Berührung gekommen sind. Sie stellen den normalen und konstanten Bestandteil des Embryos, die in den entsprechenden Stadien in annähernd gleichen Mengen getroffen werden. Wenn auch Cholodkowsky (1891) sagt, daß die genannten Kügelchen »sich sehr oft im Fettkörper vorfinden. . . und in einigen Fällen große . . . Anhäufungen bilden«, so kann es wahrscheinlich nur dadurch erklärt werden, daß er die Möglichkeit der Lösung von Harnsäureconcrementen bei vorläufiger Bearbeitung der Präparate zu wenig in Betracht genommen hatte.

Sehr gut sieht man diese Ablagerungen auf den Totalpräparaten von Embryonen mittlerer und späterer Entwicklungsstadien, deren Fettkörper schon sehr reich an Harnsäureconcrementen erscheint; es ist nur notwendig, daß die Embryonen im starken Alkohol fixiert und entweder ungefärbt oder mit alkoholischen Farben gefärbt seien. Bei der Untersuchung der auf diese Weise bereiteten Präparate stellt es sich heraus, daß schon auf verhältnismäßig frühen Entwicklungsstadien die Embryonen mit diesen Harnsäureconcrementen vollgestopft sind. Auf den Stadien, wo die gegliederten Extremitäten sich vollkommen ausgebildet haben, der Embryo aber noch an der Bauchseite des Eies (auf dessen »Rippe« nach Cholodkowsky) liegt, während dessen Kopfende die vordere Extremität noch lange nicht erreicht hat, dessen Abdomen den Dotter von den Seiten kaum bis zur Hälfte, und dessen Thorax noch viel weniger umwachsen hat, — auf einem Stadium,

[1] Über die Ablagerung von harnsauren Salzen im Fettkörper erwachsener Insekten siehe auch Cuénot (1895), Willem (1898—1900), Philiptschenko (1906), Susloff (1906) und Samson (1908).

welches dem bei Cholodkowsky auf der Fig. 27 abgebildeten entspricht, liegen die Harnsäureconcremente in Form eines ununterbrochenen, der Länge des Embryos nach verlaufenden Streifens oder besser, in Form von zwei Seitenreihen (Fig. 1 u. 2, Taf. XXIV). Nur im vordersten Kopfende fehlen sie; sonst finden sich deren Anhäufungen sowohl in den Kiefersegmenten, wenigstens vom zweiten ab, wie auch in den Thoracal- und Abdominalsegmenten bis zum hinteren Körperende.

Im durchfallenden Licht erscheinen diese Concremente in Form von schwarzen Flecken, und der Embryo sieht intensiv pigmentiert aus (vgl. bei Cholodkowsky Fig. 25); im reflectierten Licht (beim umgedrehten Spiegel) erscheinen die Concremente weiß und der Embryo scheint von milchweißen Einschlüssen vollgestopft zu sein, wie es von Cholodkowsky angegeben wird.

Dieselben sind metamerenartig, entsprechend den Segmenten angeordnet (dabei, wie aus dem Schnitt ersichtlich, paarweise, auf beiden Körperseiten symmetrisch); diese Metamerie tritt mit besonderer Schärfe im Abdominalteil des Embryo hervor, wo entsprechend den Grenzen zwischen den Abdominalgliedern, jedes Segment seine eigne Concrementenanhäufung besitzt. Im Abdomen aber finden sich, außer den bedeutenden Concrementenanhäufungen in jedem Segment, näher zur Rückenseite, abgesondert von der Gesamtmasse der genannten Ansammlungen, vereinzelt zerstreute Herde (Nester) von Harnsäureconcrementen, — augenscheinlich sind es einzelne Zellen des nach oben wachsenden Fettkörpers, in denen sich harnsaure Salze ablagern.

Wie die Untersuchung bei starker Vergrößerung lehrt, besteht die Concrementenschicht aus einzelnen annähernd sphärischen Gruppen oder Häufchen kleiner, glänzender Kügelchen (Sphärokristalle) (Fig. 3, Taf. XXIV). Jede solche Kügelchengruppe entspricht gewiß einer Harnzelle des Fettkörpers, wie sie uns im Fettkörper des Erwachsenen bekannt sind. Diese Zellen, folglich auch die in denselben eingeschlossenen Kügelchengruppen liegen nicht dicht nebeneinander, sondern mehr oder weniger isoliert und durch Zwischenräume getrennt, die, wie wir sehen werden, von Zellen andrer Art ausgefüllt sind.

Bei den Embryonen von reiferen, späteren Stadien, wenn die Bildung deren äußerer Körperform sowie die Formierung der Rückenseite schon abgeschlossen ist und in deren Augen die Pigmentbildung anfängt, bleibt der Charakter der Harnsäureanhäufungen im Allgemeinen der gleiche (Fig. 4 u. 4*a*, Taf. XXIV). Entsprechend der abgeschlossenen Ausbildung der Dorsalseite des Körpers, hat sich die Fettkörperschicht, wie aus dem Schnittpräparat ersichtlich, nach oben bis zur Rücken-

seite verbreitet, wo sie beiderseits das Herz um weniges nicht erreicht; dementsprechend haben sich auch die Harnsäureansammlungen weiter nach der Dorsalfläche verschoben. Doch bleibt deren Hauptmenge noch immer an der Ventralseite des Embryos, so daß längs der Dorsalseite isolierte, durch große Zwischenräume getrennte Körperchengruppen liegen. Die Metamerie der Ablagerungen erhält sich, obwohl weniger scharf, auch jetzt. In der Abdominalhälfte des Embryos kommt die Metamerie der Harnsäureablagerungen in den Bauchsegmenten nur in der Nähe der unteren, ventralen Körperfläche klar zum Vorschein; auf der entgegengesetzten Fläche sind die Grenzen zwischen den Anhäufungen einzelner Segmente weniger scharf, eher verschmelzen sie miteinander. In der Lagerung einzelner Sphärokristallen (getrennter Harnzellen), welche längs der Rückenseite des Embryos gelegen sind, ist bereits keine Metamerie mehr zu sehen. Zwischen den Harnsäureanhäufungen der Ventralseite des Embryos und den vereinzelten Concrementgruppen seiner Dorsalseite verläuft längs der Seitenfläche desselben ein von Harnsäureconcrementen freier Streifen.

Fig. 5 (Taf. XXIV) stellt eine kleine Schabe dar, kurze Zeit nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei. Die Verteilungsweise der Harnsäureconcremente ist die gleiche, wie auf dem vorhergehenden Präparat geblieben. Wir sehen zwei Seitenstreifen von Harnsäureablagerungen, am besten im Abdomen entwickelt, wo auch deren Metamerie noch bemerkbar ist; dann, mehr getrennt zerstreute Concrementgruppen auf der Dorsalfläche. Im Abdomen erscheint der mittlere Teil der Dorsalfläche — die Herzregion — frei von Concrementen; im Thorax und Kopf trifft man vereinzelte Concrementgruppen (einzelne Harnzellen des Fettkörpers) auch im mittleren Teil der Rückenfläche, auf ihr unregelmäßig zerstreut.

Das ist die Art und Weise, wie die Harnsäureablagerungen im Körper der Schabenembryonen bei Untersuchung von Totalpräparaten sich verhalten. Will man aber die Entwicklung dieser Ablagerungen verfolgen, so muß man sich zu früheren Stadien wenden: man muß die Bildung der Cölomräume kennen lernen und deren Schicksal, samt der Entwicklung des Blutsystems und des Fettkörpers verfolgen.

B. Das Cölom.

Über die Entwicklung von Cölomräumen beim Schabenembryo finden wir bei Cholodkowsky (1891) folgende Angaben:

Zu Beginn der Entwicklung liegen unter dem Ectoderm des Keimstreifens in einer Reihe die Zellen des Mesoderms (ein Teil des inneren Blattes, »welches das eigentliche Mesoderm darstellt«). »Wenn die sich entwickelnden Extremitäten

in Form flacher Höcker hervorzutreten beginnen, sind sie schon von innen durch die Zellen des inneren Blattes ausgekleidet, welches dem Ectoderm sozusagen überall passiv folgt, d. h. in alle seine Ausstülpungen hineinragt und alle Ectodermeinstülpungen umkleidet. In dem Maße, wie die Extremitätenhöcker in die Höhe wachsen, ragt auch das innere Keimblatt in dieselben immer tiefer hinein, sich an an das Ectodermepithel von innen anlegend,« . . . »Die Extremitäten von *Phyllodromia germanica* sind also von Anfang an hohl. Die Höhle der Extremitäten stellt zugleich auch die erste Anlage der segmentierten Körperhöhle — des Cöloms — dar. Anfänglich ist die Extremitätenhöhle nach dem Nahrungsdotter zu ganz offen, in dem Maße aber, wie die Extremitäten wachsen, wird ihre Höhle auch von der Dotterseite geschlossen, wodurch hohle Mesodermsegmente, oder Somite entstehen. Jedes dieser paarigen Somiten liegt unter der entsprechenden Extremität, in welche es eine mehr oder weniger lange Fortsetzung absendet . . . Ist die Extremität lang, wie z. B. die Thoraxbeine, so erscheint die eigentliche Somitenhöhle im Vergleich mit dem innerhalb der Extremität liegenden Fortsatz derselben sehr klein; ist dagegen die Extremität wenig entwickelt (wie z. B. die Mandibeln und die Mehrzahl der Abdominalanhänge), so hat die eigentliche Somitenhöhle über der in der Extremität liegenden das Übergewicht. Es ist jedenfalls evident, daß die cölomatische Körperhöhle sich zuerst innerhalb der Extremitäten anlegt, und erst etwas später die eigentliche Ursegmentbildung eintritt (S. 45). Als Gesamtzahl der hohlen Mesodermsomiten wird von Cholodkowsky 18 Paar angegeben. Die Somitenwand besteht anfänglich aus einer Zellenschicht; mit dem Wachstum der Somiten wird deren Wand an einigen Stellen mehrschichtig; die dadurch gebildeten Verdickungen stülpen sich in die Somitenhöhle ein und teilen dieselbe in Abteilungen. Darauf bildet sich in der Höhle der Mesodermsomiten die Anlage des Fettkörpers. Cholodkowsky leitet denselben von den kleinen Dotterzellen ab ». . . blasse, den kleinen Dotterkernen in allen Beziehungen entsprechende Kerne kommen nun auch innerhalb der Somite, namentlich im medialen Abschnitt der Ursegmenthöhle vor. Sie liegen in heller, dem homogenen äußeren Dotter ganz ähnlicher und undeutlich vacuolisierter Masse und bilden die Fettkörperanlage (S. 50).« Cholodkowsky meint, daß »der Fettkörper von den Dotterzellen herstammt, die aus dem Dotter durch die Somitenwandung hindurch in die Leibeshöhle gelangen sollten.« Bei späterer Entwicklung wachsen die Somite weiter nach der Dorsalseite; deren Wand bildet zum Teil das Darmfaserblatt und das Hautmuskelblatt, zum Teil atrophiert dieselbe. »Die mediale Wandung der Somiten wird vollständig aufgelöst, so daß die rechte und linke Hälfte der definitiven Leibeshöhle durch die Vermittlung der medianen Region frei miteinander kommunizieren. Die in dieser Weise entstandene einheitliche Leibeshöhle zeigt noch eine Zeitlang Spuren der Segmentation. Aus dem Gesagten ist klar, daß die definitive Leibeshöhle sehr komplizierten Ursprungs ist. Sie wird nämlich aus Resten der primitiven Furchungshöhle (die mediane Region), aus einigen Bestandteilen des Cöloms (Extremitäten) und aus Schizocölräumen zusammengesetzt« (S. 52).

Heymons (1891) beschreibt auch die Bildung der Cölomhöhlen bei der Schabe, wobei er die ersten Stadien in gleicher Weise wie Cholodkowsky schildert. Auf einer früheren Entwicklungsstufe der Cölomhöhle liegt das Mesoderm in Form einer Zellenschicht unter dem Ektoderm; schon zu dieser Zeit zeichnen sich einige der Mesodermzellen durch ihre Größe aus — es sind die Anlagen der Geschlechts-

zellen. Gleich Cholodkowsky, verbindet er die Bildung von Mesodermsomiten mit der Entwicklung der Extremitäten. Dieselben treten in Form von paarigen Ausstülpungen des Ectoderms auf. »Das Mesoderm beteiligt sich aber auch an der Extremitätenanlage, indem es der Ectodermschicht folgt und in einer kontinuierlichen Lage die Höhlung der sich allmählich immer tiefer ausbauchenden Vorwölbung auskleidet. Hierdurch entsteht allmählich rechts und links ein kleines Mesodermsäckchen, welches in einer Ausstülpung des Ectoderms sich befindet und zunächst noch nach der Dorsalseite, d. h. nach dem Dotter zu, geöffnet ist. Bald aber schließt sich dorsalwärts das Säckchen, indem seine freien Ränder sich einkrümmen, gegeneinander hinwachsen und miteinander verschmelzen. Hierdurch kommen im Abdominalteil des Körpers zu den Seiten der Medianlinie befindliche, von einander isolierte kleine Mesodermsäckchen zur Anlage, welche in entsprechenden vom Ectoderm gebildeten Vorwölbungen des Keimstreifens liegen. Die paarigen Vorwölbungen des Keimstreifens sind als die Rudimente der Abdominalextremitäten anzusehen, und die in ihnen liegenden Mesodermsäckchen stellen die Ursegmente dar. Die Wand eines jeden Ursegments besteht aus einer einfachen Schicht von Mesodermzellen, welche dicht gedrängt in epithelialer Anordnung einen kleinen Hohlraum, das Cölom, umschließen« (S. 446). Mit Ausnahme einer geringen Zahl der Zellen, zerfällt das ganze Mesoderm in solche paarweise hintereinander liegenden Bläschen — mesodermale Somiten. Von der Wandung der Mesodermsomiten spalten sich in der Folge »die splanchnische« und »die somatische Mesodermschicht« ab. Ein gewisser Teil der die Somitenwand bildenden Mesodermzellen, indem sie sich vergrößern, fahren fort sich in primitive Geschlechtszellen umzuwandeln, welch letztere zunächst in der Somitenwandung liegen bleiben, dann aber in deren Höhle überwandern.

Später erleiden die Somiten folgende Umwandlung: »An der Stelle der Ursegmente, an welcher die mediale und dorsale Wand aneinander stoßen, sieht man zunächst eine kleine Zellengruppe sich loslösen, die sich später, wie ich vermute, zum ventralen Längsmuskel ausbildet. Ferner beginnt nunmehr zwischen der medialen Ursegmentwand und dem Teil der lateralen Wand, welcher in der Extremität liegt, das Lumen des Cölomsäckchens zu verschwinden, so daß der ventrale, der Extremität zugehörige Teil der Leibeshöhle überhaupt vollkommen verloren geht. Außerdem kommt es jetzt noch zur Anlage des Fettkörpergewebes. Dasselbe verdankt auch seine Entstehung den Wandungen der Ursegmente« (S. 453). In der Dorsalhälfte des Somiten, in dessen medialer Wand findet eine Vermehrung der Wandzellen statt: »zugleich verlieren die Zellen auch ihre regelmäßige epitheliale Anordnung, indem sie ihren früheren engen Zusammenhang aufgeben und nur noch in lockerer Verbindung untereinander bleiben. Der hierdurch entstandene Zellenkomplex muß natürlich einen verhältnismäßig großen Raum einnehmen, und er findet nun auch in der betreffenden Ursegmentwand keinen hinreichenden Platz mehr, weswegen er sich in die Leibeshöhle hinein vorschiebt.« Ein analoger Prozeß findet auch an der entgegengesetzten Seite des Somiten, in dessen Lateralwand statt, wo, wenn auch in geringeren Dimensionen, eine Vermehrung der Zellen, sowie deren Ausstülpung in die Cölomhöhle zustande kommt. »Innerhalb des Cöloms vereinigen sich beide Zellenmassen und verschmelzen zu einem einheitlichen Fettkörperkomplex, von welchem ein großer Teil des Cöloms ausgefüllt wird.« Auf diese Weise wird der mediale Teil der

Cölomhöhle von den, den Fettkörper bildenden Zellen ausgefüllt; am längsten erhält sich der Dorsalteil der Cölomhöhle, in dessen Lateralwand durch Zellvermehrung »die somatische Schicht des Mesoderms« sich bildet. Noch später erleidet der Dorsalteil des Somiten die definitive Differenzierung; es sondern sich die Zellen »der somatischen Mesodermschicht« gänzlich ab; »die nach der Abtrennung derselben noch in der lateralen Ursegmentwand verbliebene Zellenschicht stellt die Anlage des Pericardialseptum dar. Medial stößt diese letztere unmittelbar an das Cölom an. Lateral von ihr entwickelt sich noch eine neue Fettkörpermasse, aus welcher in späterer Zeit das Fettkörpergewebe des Pericardialraums hervorgeht« (S. 458). Der letzte Rest der Cölomhöhle erhält sich, wie nach den Abbildungen zu beurteilen ist (Heymons, Taf. XIX, Fig. 9, 10), in Form eines engen Spaltes jederseits der Dorsalhälfte des Embryo, zwischen dem Fettkörper und der Mesodermhülle des Dotters (Mitteldarm).

In seinem späteren großen Werk über die Entwicklung von Dermaptera und Orthoptera (Heymons, 1895) bestätigt Heymons im allgemeinen die von ihm früher gegebene Beschreibung; nur in der Frage über die Entwicklung der Geschlechtszellen aus der Somitenwandung ändert er seine Meinung, wovon weiter unten die Rede sein wird.

Ich gehe nun zu meinen eignen Beobachtungen über.

1) Was die ersten Entwicklungsstadien der Cölomhöhlen anbetrifft, kann ich nur die Beschreibungen von Cholodkowsky (1891) und Heymons (1891) vollkommen bestätigen. Zur Zeit des Auftretens der ersten Anlagen der gegliederten Anhänge liegen die Mesodermzellen in einer Schicht unter dem Ectoderm (in zwei Längsreihen, da, wie die Querschnitte zeigen, findet man in der Medianebene des Embryos, wo die Anlage des Nervensystems sich bildet, im Stadium der Entwicklung von Cölomhöhlen ist keine Mesodermzellenschicht unter dem Ectoderm, oder es liegen stellenweise nur vereinzelte Mesodermzellen). Dieselbe setzt sich in diejenigen Ectodermausstülpungen unmittelbar fort, welche in den Kopf- bzw. Thoraxsegmenten als Anlagen der gegliederten Anhänge erscheinen und im Abdomen für die rudimentäre Anlage der Abdominalextremitäten gehalten werden. Die Mesodermzellenschicht, die diese Ectodermausstülpungen von innen auskleidet, hat zunächst die Form eines nach der Seite des Dotters offenen Säckchens; darauf kommt es zum Zerreißen dieser ununterbrochenen Mesodermschicht in den intersegmentären Ebenen, die freien Ränder eines jeden Säckchens stülpen sich ein, verschmelzen miteinander und ein offenes Säckchen verwandelt sich in ein nach allen Seiten abgeschlossenes Bläschen.

Ich kann aber die Angaben von Heymons in seiner ersten Arbeit über die Bildung von primitiven Geschlechtszellen in der Wandung der Cölombläschen nicht bestätigen. Nach der Beschreibung von Heymons, zeichnen sich schon auf dem Stadium, wo das Mesodern im Form einer Zellenschicht unter dem Ectoderm liegt, einige derselben durch ihre bedeutend größeren Dimensionen aus und

stellen die primitiven Geschlechtszellen dar; später wenn die Cölombläschen sich bilden bzw. sich abschließen, sondern sich ähnliche Zellen weiter heraus, die die primitiven Geschlechtszellen darstellen. Heymons gibt keine ausführliche Charakteristik dieser Zellen: nach seiner Beschreibung zeichnen sie sich durch ihre größeren Dimensionen bzw. durch ihren größeren Plasmakörper aus und ihre Kerne färben sich schwächer. »Im Centrum liegt ein großer und sehr stark sich färbender, glänzender Nucleolus, in dessen nächster Nähe sich kein Chromatin vorfindet. Das Kernkörperchen erscheint deshalb von einem farblosen Hof umgeben, der an seiner Peripherie sich mit zackigen Fortsätzen in die Chromatinschicht des Kernes hineinstreckt. Gerade diese Anordnung des Chromatins innerhalb des Kernes ist für die Genitalzellen außerordentlich charakteristisch und bildet ein wesentliches Unterscheidungsmerkmal der Genitalzellen von den übrigen Körperzellen« (S. 444). Ähnliche Genitalzellen bilden sich nach Heymons auch in der epithelialen Wandung der Cölombläschen nach deren Schließen, wobei dieselben aus den Mesodermzellen der Bläschenwand entstehen und ein Übergang zwischen diesen letzteren und den erst erwähnten beobachtet wird.

Die Abbildungen von Heymons geben aber keine Details wieder und tragen ganz schematischen Charakter: in der Wandung der Cölombläschen, welche als aus vollkommen gleich großen, gleichartigen Zellen bestehend dargestellt sind, sind stellenweise größere, unregelmäßig rundliche Zellen eingezeichnet.

In seiner späteren großen Arbeit (1895) gibt Heymons, indem er sich auf die vergleichende Untersuchung der Entwicklung der Genitalanlage bei verschiedenen Orthopteren stützt und nachdem er sich von deren frühen und selbständigen Herkunft überzeugt hat, auch im Verhältnis zu den Phyllodromia (*Blatta*) eine etwas abweichende Beschreibung. Als Entstehungsort der Geschlechtszellen erscheint eine geringe Vertiefung am hinteren Ende des Embryonalstreifens (Geschlechtsgrube); die sich hier bildenden Genitalzellen, die darauf nach vorn verschoben werden, unterscheiden sich zunächst von den Mesodermzellen nicht; . . . »differenzieren sich später solche Zellen und gewinnen sie die typischen Charaktere von Geschlechtszellen, so hat man natürlich dann einen scheinbaren mesodermalen Ursprung der letzteren vor Augen, wie ich ihn seinerzeit beobachtete und demgemäß beschrieb« (S. 90). Dazu »Bei *Phyllodromia* entwickeln sich aber noch nicht sämtliche Genitalzellen vor der Ausbildung der Ursegmente, sondern ein Teil von ihnen, der noch ganz die Charaktere der Mesodermzellen beibehält, bleibt im Verbande der letzteren und wird in die epitheliale Wandschicht der Cölomsäckchen mit eingeschlossen«.

Letzteres kann ich nicht bestätigen.

Wheeler (1893) gibt in seiner ausführlichen Arbeit über die Entwicklung von *Xiphidium* (Orthoptera, Locustidae), augenscheinlich unter dem Einfluß der ersten Mitteilung von Heymons, ähnliche Beschreibung der Entstehung von Geschlechtszellen aus der Wandung der Mesodermsomiten bei *Xiphidium*.

Die Wandung des Cölombläschens ist zur Zeit seiner Schließung aus einer Reihe epithelial gelagerter, gleichartiger und annähernd gleich großer Zellen zusammengesetzt; nur derjenige Teil der Wand, welcher zuletzt gebildet wird und welcher namentlich das Bläschen seitens des Dotters abschließt, besteht aus mehr platten Zellen (Fig. 6,

Taf. XXIV). Zellen, welche sich durch ihre Größe und Form von den übrigen Zellen unterscheiden, wie es die von Heymons abgebildeten Geschlechtszellen tun, habe ich auf meinen Präparaten entschieden keine gefunden. Dafür aber habe ich auf meinen Präparaten oft Bilder gesehen, die augenscheinlich Heymons nicht beobachtete, namentlich Mitosen. In der Tat bilden weder Cholodkowsky noch Heymons auf ihren Zeichnungen die Bilder der mitotischen Kernteilung in den Mesodermsomiten ab und erwähnen dieselben in ihren Beschreibungen nicht. Das bedeutet, daß dieselben keine Gelegenheit hatten sie zu beobachten, was natürlich von den Fixierungsmethoden abhängt, die sie benutzten. Cholodkowsky bediente sich hauptsächlich der Perenyischen Flüssigkeit; es finden sich bei ihm Mitosenbilder im Stadium der Entwicklung des Embryonalstreifens, und er erwähnt sie auch im Text; in der Wandung der Mesodermsomiten aber stellt er keine Mitosen dar und erwähnt auch keine in seiner Beschreibung.

Heymons benutzte für die früheren Embryonalstadien ebenfalls die Perenyische Flüssigkeit, außerdem aber bearbeitete er die aufgeschnittenen Schabenkokone mit einem Gemisch von Chromessig-Osmiumsäure, nachdem er die Embryonen zunächst mit heißem (90°) Wasser abgetötet hatte. Allem Anschein nach, gaben diese Methoden keine Erhaltung von Mitosen in den tiefer liegenden Zellen, sonst hätten sie beide Autoren zweifellos erwähnt oder wenigstens auf ihren Zeichnungen dargestellt (von den Mitosen bei der Blastodermbildung spricht auch Heymons (1895).

Meine Mitarbeiterinnen bearbeiteten die aufgeschnittenen Cocons mit starkem (90—96°), mit konzentrierter Essigsäure oder Salpetersäure angesäuertem Alkohol (einige Präparate mit heißem Sublimatalkohol); bei dieser Bearbeitung blieben die Mitosen erhalten, und auf allen meinen Präparaten sind die Kernteilungsfiguren, stellenweise in großer Menge sowohl im Ectoderm, wie in der Mesodermzellenschicht, wie in der Anlage des Nervensystems und in der Wandung der Cölomsäckchen sichtbar (Fig. 7, Taf. XXIV). Da diejenigen Zellen, in denen die mitotischen Kernteilungen stattfinden, etwas größere Dimensionen im Verhältnis zu den übrigen besitzen und helleres Aussehen zeigen, so scheint es mir möglich, daß bei mißlungener Fixierung, wenn die Mitosen nicht rechtzeitig bzw. lege artis fixiert wurden, ähnliche Zellen von größeren Dimensionen für spezifische, in dem gegebenen Fall für Geschlechtszellen gehalten werden konnten. Jedenfalls läßt die Tatsache, daß Heymons bei der Untersuchung der Wandung von Cölomhöhlen zur Zeit ihrer Entwicklung, keine Mitosen darin gefunden

hat, auf die Unvollkommenheit seiner Präparate schließen und seiner Behauptung von der Entwicklung der Geschlechtszellen in der Wand der Cölomsäcke mit Vorsicht entgegentreten. Ich meinerseits kann diese Angaben nicht bestätigen[1].

2) Bei weiterer Entwicklung fängt der Embryo an von den Seiten mit Dotter zu umwachsen; das Ectoderm wächst nach oben, in der Richtung der Rückenseite; Schritt für Schritt geht auch das Wachstum der in der Richtung der Dorsalseite zwischen Dotter und Ectoderm sich ausdehnenden Cölomhöhlen; dabei erleiden sie aber bald eine bedeutende Metamorphose.

Diese Umwandlungen, welchen die Cölomsäcke unterworfen sind, sind im allgemeinen von HEYMONS richtig beschrieben, und ich kann nun seine Beobachtungen bestätigen. In demjenigen Teil des Cölomsackes, welcher in die Extremitätenhöhlung hineinragt, verschwindet dessen Höhle infolge des Zusammenfallens seiner Wandungen und seine Zellen dienen zum Aufbau der Extremitätenmuskeln. Von der inneren (medialen) Somitenwand, welche der Anlage des Nervensystems sich anschließt, spaltet sich eine Zellengruppe ab, die, wie HEYMONS meint, der Längsmuskulatur der Ventralseite den Ursprung gibt (Fig. 8, Taf. XXIV). Aber die bemerkenswertesten Veränderungen erleidet der mittlere Teil des Sackes: seine Wand verdickt sich infolge der Zellvermehrung beiderseits und wird mehrschichtig; die Zellen vergrößern sich und darin bilden sich zahlreiche Vacuolen; die entstandenen Wandverdickungen beginnen beiderseits in die Cölomhöhle hineinzuragen, bis sie sich endlich gegenseitig berühren und den mittleren Teil der Cölomhöhle vollständig verdrängen. Diese Zellverdickung, welche den mittleren Teil eines jeden Cölomsackes ausfüllt und aus großen, vacuolisierten Zellen zusammengesetzt ist, stellt, wie HEYMONS angibt, die Anlage des Fettkörpers dar.

In der Regel erscheinen auf gefärbten Präparaten die die Cölomhöhle nun ausfüllenden Zellen als leer, ihre Vacuolen als jedes Inhaltes beraubt; infolgedessen fährt auch die Höhle des mittleren Teiles des Cölomsackes fort, leer zu scheinen: man unterscheidet darin nur spärliche Zellkonturen bzw. die Scheidewände, welche die inhaltsfreien Vacuolen voneinander trennen; diese wenigen plasmatischen Teile sind oft nach verschiedenen Richtungen in Form feiner Züge ähnlich dem

[1] Auf späteren Entwicklungsstadien habe ich auf meinen Präparaten die Genitalanlage in der Form gesehen, wie sie bei CHOLODKOWSKY und bei HEYMONS dargestellt wird, habe aber die Entstehung, sowie ihre weitere Entwicklung nicht untersucht.

Spinngewebe, ausgedehnt, in ihren Zwischenräumen nur stellenweise spärliche Kerne verteilt (Fig. 9, Taf. XXIV). In gleicher Weise ist auch der Inhalt des mittleren Teils der Cölomhöhlen in den Zeichnungen von Heymons dargestellt.

Demnach, da diese Zellenansammlung die Anlage des Fettkörpers vorstellt, sind wir berechtigt die Frage aufzustellen, ob dieselbe schon diejenigen Einlagerungen einschließt, welche für den Fettkörper des erwachsenen Insektes so charakteristisch sind, namentlich: 1) die Fetteinschlüsse und 2) die Harnsäureconcremente. Diese Frage hat um so mehr Berechtigung, als der vacuolisierte Bau dieser Zellen auf jedem Präparat auffällt.

Von dem Vorhandensein der Fetteinlagerungen in den jüngeren Fettkörperanlagen konnte ich mich nicht überzeugen, da ich keine Präparate dieser Stadien besaß, die mit einer von den Osmiumsäure enthaltenden Flüssigkeiten fixiert wurden; allem Anschein nach findet aber die Ansammlung von Fettropfen im Fettkörper schon auf dieser Stufe statt. Was aber die Harnsäureconcremente anbetrifft, so ist es nicht schwer, sich von deren Existenz zu überzeugen. Es ist wahr, daß gewöhnlich in den mit Wasserfarben bearbeiteten Präparaten sämtliche Concremente sich lösen, so daß die großen Vacuolen der Fettkörperzellen in der Tat als vollkommen leer, jedes Inhaltes beraubt erscheinen.

Wenn man aber die Bearbeitung der Schnitte mit wässerigen Lösungen vermeidet, oder wenn in günstigen Fällen bei der Färbung mit gewöhnlichen Farben deren wässerige Lösungen nur kurze Zeit einwirkten, so bleiben die Harnconcremente entweder ungelöst oder lösen sich nur teilweise, so daß die in den Zellvacuolen des Fettkörpers eingeschlossenen Sphärokristalle — Concremente der harnsauren Salze — unversehrt bleiben.

Wie bei Heymons angedeutet, bleibt nur ein geringer oberer Teil der Cölomhöhle von der Anlage des Fettkörpers frei und sieht auf dem Präparat, wie früher, leer aus; der ganze übrige, mittlere Teil der Cölomhöhle ist nun von Zellen der Fettkörperanlage ausgefüllt; und auf den Präparaten, wo die Harnsäureablagerungen gut erhalten sind, erscheint dasjenige, was früher Cölom war, jetzt von festen Bildungen — den Harnsäureconcrementen — vollkommen ausgefüllt (Fig. 10, Taf. XXIV).

Diese Anhäufungen von Harnsäureablagerungen in den Cölomhöhlen bilden eben diejenigen metamer gelagerten weißen Massen, welche, wie oben beschrieben, auf den Flächen- (Total-) präparaten der

früheren Stadien sichtbar sind; ihre Metamerie findet gerade darin ihre Erklärung, daß dieselben in der Gegend der Mesodermsomiten sich finden.

C. Die Bluträume (Trophocöl, Leibeshöhle) und das Herz.

Gleichzeitig mit dieser Umwandlung der Mesodermsomiten findet aber auch die erste Sonderung bzw. das erste Auftreten eines neuen Organsystems statt: es kommt der erste Teil des Blutgefäßsystems, der erste Blutsinus zum Vorschein; dessen Entwicklung wurde von Heymons in seiner zweiten Arbeit (1895, bei *Forficula* und bei *Gryllus*) beschrieben; bei der Schabe vollzieht sie sich in gleicher Weise.

Derselbe tritt namentlich zwischen der Anlage des Nervensystems (der abdominalen Nervenkette, welche sich jetzt von dem ihr als Ursprung dienenden Ectoderm loszutrennen beginnt) und den derselben anliegenden Teilen des Embryos auf: dem Dotter und den Wandungen der Cölomhöhlen.

Auf den oben beschriebenen früheren Stadien, vor dem Abschluß der Cölomhöhlenbildung und vor dem Anfang der Entwicklung von Fettkörperanlagen, existieren zwischen der sich bildenden Anlage der Nervenkette und den an dieselbe grenzenden Teilen keine freien Zwischenräume: falls der Embryo bei seiner Behandlung sich vom Dotter nicht losgelöst hat, kann man sehen, daß die die Anlage der abdominalen Nervenkette darstellende Ectodermverdickung sowohl dem Dotter fest anliegt, welcher vorläufig in keine Zellenhülle eingeschlossen ist, wie auch den benachbarten Mesodermzellen, die die Mesodermsomiten in der beschriebenen Weise bilden. Dabei grenzen im Anfang, wie oben gesagt, an die entstehende Nervenanlage auch keine Mesodermzellen von oben (d. h. längs der Medianlinie) an: die in Mesodermsomiten zerfallenden Mesodermstreifen verlaufen beiderseits der Medianline.

Darauf findet im Laufe der weiteren Differenzierung der Cölomhöhlen folgendes statt: zwischen der Nervensystemanlage und dem Dotter treten vereinzelte Mesodermzellen auf, deren Ursprung ich nicht näher verfolgt habe, und später beginnt zwischen der Nervensystemanlage und dem daran anliegenden Dotter bzw. Cölomsack eine Spalte sich auszubilden. Diese Spalte entsteht zwischen der Oberfläche der Anlage der abdominalen Nervenkette und derjenigen des Dotters, an den schon jetzt Mesodermzellen sich anlegen, welche dessen Hülle zu bilden anfangen. Es scheint dieselbe Hülle zu sein, die nach Hammerschmidt (1910) (bei *Dexippus*, *Orthoptera*) das »sekundäre Entoderm« darstellt, weil in der Folge daraus das Epithelium des Mittel-

darms sich entwickelt. Ich habe mich mit dieser verwickelten, so viele widersprechende Entschlüsse hervorrufenden Frage nicht beschäftigt. Die Arbeit von HAMMERSCHMIDT, die im Anfang des Jahres 1910 erschien, lernte ich kennen, nachdem meine eigne Arbeit schon ganz geschrieben war. Die genannte Spalte setzt sich, indem sie sich ausdehnt, beiderseits in den Zwischenraum 1) zwischen dem Dotter und dem anliegenden, vom Fettkörper nun ausgefüllten Somiten und 2) zwischen der Wandung desselben Somiten und der angrenzenden Anlage der Abdominalnervenkette fort (Fig. 12, Taf. XXIV). Indem sie sich in diese Zwischenräume eine gewisse Strecke weit hineinstreckt, wird diese Spalte auf einmal enger und verschwindet dann allmählich (Fig. 13, Taf. XXIV).

Diese Spalte stellt die erste Anlage des Ventral- bzw. Darmsinus dar (»Epineuralsinus« HEYMONS [1895]); darin sammelt sich von nun an die Nährflüssigkeit des sich entwickelnden Embryos, welche von dessen Zellen resorbiert wird.

In dem an den Abdominalsinus angrenzenden Dotter werden auf den Schnitten oft große Dotterkerne getroffen, die fast am Sinus selbst liegen und ein eigenartiges Aussehen zeigen; nicht selten sieht man Bilder, wo zwei solche Kerne von beiden Seiten der Medianebene des Embryos symmetrisch liegen (Fig. 12, Taf. XXIV).

Beim weiteren Umwachsungsprozeß der Rückenseite keilt sich die Fettkörperanlage, indem sie sich immer weiter nach oben verschiebt und zu gleicher Zeit sich in ihrer unteren Partie bedeutend verengt, beiderseits des Körpers in Form eines schmalen Streifens zwischen dem Ectoderm und Dotter ein. Bis dahin blieb der obere Teil der Cölomhöhle, wie wir gesehen haben, noch frei, leer; jetzt aber entwickelt sich darin aus einer selbständigen Anlage der Fettkörper (HEYMONS). Diese obere Partie des Fettkörpers grenzt sich, indem sie sich bei ihrem Wachstum nach der Dorsalseite in die Länge ausdehnt, vom ursprünglichen, unteren Abschnitt ziemlich scharf ab, und später bildet sich eine Unterbrechung zwischen ihnen.

Der obere Abschnitt der Cölomhöhle, welcher sich ebenfalls in eine Fettkörperpartie umwandelt, spielt gleichzeitig eine Rolle auch im Prozeß der Herzentwicklung.

Leider ist es mir nicht gelungen die Herzentwicklung mit genügender Genauigkeit klar zu legen. Gerade zu dieser Zeit, in der Periode der definitiven Schließung der Rückenseite des Embryos, hat der technische Teil der Bearbeitung der Präparate besondere Schwierigkeiten. Dabei kommt fast unvermeidlich Ausfluß von Dotter zustande,

gerade von der Rückenseite, die noch mit einer sehr dünnen Zelllage bedeckt ist, so daß die hier vorhandenen Höhlen auf dem Präparat mit gleichen körnigem Niederschlag ausgefüllt erscheinen, wie sich auf den Schnitten der Nährdotter selbst darstellt. Es wird auch die Ununterbrochenheit der Grenzen zwischen dem Dotter und den anliegenden Höhlen gestört, und das ganze Bild wird undeutlich.

Das Wachstum des Cölomsomiten nach oben wird 1) von dem Wachstum des die Rückenseite des Embryos umwachsenden Ectodermüberzuges und 2) der Mesodermhülle des Dotters begleitet; dem Wachstum der letzteren aber folgt die Ausbreitung nach oben des daran anliegenden schmalen Trophocoelraumes, des Blutsinus (Fig. 14 und 15, Taf. XXV). Diese beiden Prozesse — die Umwachsung des Dotters mit dem Ectoderm von außen und mit dem Mesodermüberzug zwischen dem Cölom und dem Dotter gehen dem Wachstum der Cölomhöhle (oder des Fettkörpers) voran. An den oberen Rand des Fettkörpers grenzt ein geringer Abschnitt des Blutsinus samt denen dessen Wandung nach dem Dotter zu bildenden zwei bis drei Mesodermzellen an (Fig. 14 *a*, Taf. XXV). Gerade vor Ende des Schließungsprozesses der Rückenseite sehen wir, wie vom oberen Rand des Fettkörpers (d. h. des Cölomsomiten) zwei feine, aus langen, gestreckten Zellen bestehende Zellplatten verlaufen, welche beiderseits in der Richtung der Medianebene des Embryos sich ausdehnen. Beide Platten (von jeder Seite) schließen, indem sie sich mit ihren freien Rändern einander nähern, zwischen sich einen spaltförmigen Zwischenraum ein, in welchen einzelne Fettkörperzellen mit Harnsäureconcrementen hineindringen. Ihrerseits bleiben sie sowohl von dem mit einer feinen Mesodermhülle überzogenen Dotter, wie auch vom Ectoderm durch einen Zwischenraum getrennt, der einen Teil des Blutsinus darstellt. Man kann sich vorstellen, daß die Sache folgendermaßen vor sich ging: in dem Maße, wie der Dotter sich mit der Mesodermhülle umgibt, tritt aus dem Dotter nach außen von dieser Hülle Nährflüssigkeit heraus und es entsteht ein Blutsinus; ein ähnlicher Sinus bildet sich auch an der Rückenseite zur Zeit deren Schließung. In diese mit Blut gefüllte Spalte zwischen dem Ectoderm und dem Dotter, in diesen Blutsinus wachsen von beiden Seiten her, vom oberen Rand der Cölomhöhlen, die zurzeit schon mit dem Fettkörper ausgefüllt sind, je ein Paar feine Zellplatten, Auswüchse oder Falten der ursprünglichen Cölomhöhlenwand hinein (Fig. 16, Taf. XXV). Indem dieselben beiderseits nach der Medianebene hin einander entgegenwachsen, erreichen sie den Ort der Herzentstehung. Es ist wohl möglich, daß dieselben an der

Herzbildung teilnehmen, daß von ihrer Wandung diejenigen Zellen Ursprung nehmen, welche zum Aufbau der Herzwand dienen. Eine vollkommene Überzeugung kann ich aber davon nicht gewinnen; ich kann auch die Bildung der Herzwand aus den Blutsinuszellen nicht kategorisch negieren. Aber keinesfalls entwickelt sich das Herz in Form eines dichten Zellhäufchens (oder Streifens). Das Herz entsteht von Anfang an als eine Höhle, als ein abgegrenzter Abschnitt des neben dem Dotter liegenden Sinus; es bildet sich zunächst (vor allem) die Herzwand; es liegt innerhalb des Blutsinus, dessen nächste Abteilungen zur pericardialen Höhle werden, mit der an bestimmten Stellen auch die Herzhöhle kommuniziert. Die Blutzellen erscheinen später und zwar in geringer Zahl.

Auf den ersten Präparaten, auf denen man das ausgebildete, seine Form besitzende Herz sehen kann, stellt es sich in Form einer etwas zusammengedrückten Röhre (auf dem Schnitt erscheint dieselbe als ein ovales Säckchen) dar, deren untere Wand fest an der Mesodermhülle des Dotters, deren obere Wand an dem Ectoderm anliegt, welches an dieser Stelle eine geringe Verdickung bildet, d. h. dessen Zellen daselbst etwas vergrößert sind (oder vermehrt sind?) und die Herzwand nach innen vorstülpen (Fig. 17 und 17*a*, Taf. XXV). Die Herzwand ist aus einer Schicht außerordentlich feiner, gestreckter, platter Zellen zusammengesetzt, in denen verhältnismäßig große Kerne gelagert sind: auf den Schnitten erscheint die Herzwand in Form einer Linie. An den engen Seitenflächen des Herzens befestigen sich zwei feine Zellplatten, welche vom oberen Rand der ursprünglichen Cölomhöhle, d. h. vom Fettkörper verlaufen. Der Charakter dieser aus außerordentlich feinen, gestreckten, platten Zellen mit einem darin liegenden, verhältnismäßig großen Kern bestehenden Platten gleicht vollkommen demjenigen der Herzwand selbst. Jede Platte befestigt sich an das Herz selbständig, unabhängig von der andern; hier und da befinden sich an deren Befestigungsstellen geringe Zellanhäufungen von zwei bis drei Kernen.

Auf den meisten Präparaten sind beide Platten durch einen Zwischenraum getrennt, dem sowohl Zellen, wie irgendwelche andre Einschlüsse fehlen. Durch Einreißen der Dotterhülle, was das Zerreißen der anliegenden Zellplatten an manchen Stellen zur Folge hat, ergießt sich der Dotter in diesen Zwischenraum und derselbe erscheint auf den Präparaten von annähernd gleichem körnigem Niederschlag ausgefüllt, wie die angrenzenden Teile des Blutsinus und des Dotters selbst: das Herz samt allen demselben anliegenden Teilen ist gleich-

falls mit dem körnigen Inhalt ausgefüllt, welcher von Cholodkowsky unter dem Namen des äußeren Dotters beschrieben ist. Eine eingehendere Untersuchung erweist aber, daß diese körnige Masse, welche die Zwischenräume zwischen den zelligen Embryonalanlagen einnimmt und besonders reichlich auf der Rückenseite erscheint, eine künstliche, mechanische Beimengung darstellt, welche das Resultat der Bearbeitungsdefekte ist. Bei der Behandlung des Embryos mit heißem Sublimatalkohol gelingt es, solche Präparate zu erhalten, auf denen, augenscheinlich infolge rascher, durch die Wirkung hoher Temperatur erlangter Eiweißkoagulationen, der Dotter nicht Zeit hat, sich zu ergießen und die Grenzen der ihn überziehenden Hülle zu überschreiten. Auf solchen, zwar in andern Beziehungen weniger günstig fixierten Präparaten, gelingt es zu konstatieren, daß der echte, selbständige, körnige Niederschlag, der nicht durch das Eindringen von flüssigem Dotter zustande kommt, nur in den Bluträumen zu sehen ist. Demgegenüber bleibt die zwischen zwei vom oberen Rand des Fettkörpers entspringenden Zellplatten eingeschlossene Höhle, welche als eine Fortsetzung der Cölomhöhle erscheint, vollkommen leer und frei von jedem Niederschlag (Fig. 18, Taf. XXV). Oft finden sich in dieser Höhle wenige Gruppen von vacuolisierten, Harnsäureconcremente enthaltenden Zellen. Allem Anschein nach, dringen sie in diese Höhle aus demjenigen oberen Abschnitt des Fettkörpers ein, als dessen Fortsetzung die genannte Höhle sich herausstellt, und es kann kein Streit mehr über die morphologische Bedeutung derselben existieren, namentlich, daß dieselbe das dorsale Ende der Cölomhöhle vorstellt, deren Wände, in einem engen Raum zwischen dem Dotter und dem Ectoderm aneinander genähert, wiederum auf der Rückenseite etwas auseinander gehen und, bevor der von ihnen eingefaßte Zwischenraum von den Fettzellen ausgefüllt wird, eine freie Höhle umgrenzen, die vom Blutraum unabhängig bzw. von einem andern Inhalt gefüllt ist.

Auf dem gleichen Präparat, von dem die Fig. 16 (Taf. XXV) abgebildet wurde und welches den oben beschriebenen Herzbau, zwar etwas näher dem hinteren Abdomenende zu, zeigt, erscheint das Herz noch nicht ganz ausgebildet (Fig. 19, Taf. XXV); die Cölomhöhlen mit den darin liegenden großen Harnsäurezellen sind noch etwas weiter von der Medianebene des Körpers entfernt. In diesem medianen Raum zwischen den Cölomhöhlen findet sich ein Blutsinus; derselbe wird von feinsten Zellstreifen — den mit langen Fortsätzen versehenen Zellen — durchzogen, die vom Rande der Cölomhöhle, von deren oberer Wand nach dem in der Medianebene des Embryos ge-

legenen Ectoderm verlaufen. Es werden auch vereinzelte, freie Zellen im Mediansinus getroffen. Zweifellos werden diese ausgestreckten feinen Zellen beim weiteren Einschließen des Mediansinus zwischen den Cölomhöhlen zum Aufbau der Herzwand ihre Verwendung finden. Ob aber dieselben von der Wandung der Cölomhöhlen oder von den Mesenchymzellen des Mediansinus ihren Ursprung nehmen — ist schwer zu entscheiden. Jedenfalls aber bilden die oberen Cölomhöhlenenden keine Rinnen, durch deren Verschmelzung der Herzschlauch zustande kommt, wie es oft von den Autoren beschrieben wird. In einem späteren Stadium besitzt das Herz schon eine etwas dickere Wand, augenscheinlich infolge einer Umwandlung der dasselbe ursprünglich zusammensetzenden Zellen in Muskelelemente (das Myocard) (Fig. 20, Taf. XXV). Auf beiden Seiten von demselben liegen die oberen Fettkörperlappen: sie bildeten sich allem Anschein nach durch Ausfüllen der zwischen beiden oben beschriebenen Membranen, die von den oberen Cölomhöhlenenden in der Richtung des Herzens bis zu dessen Wand verliefen, eingeschlossenen Zwischenraum mit Fettkörperzellen, in denen sich harnsaure Salze ablagerten. Doch indem vorher die beiden beschriebenen Membranen unmittelbar das Herz erreichten und sich mit demselben vereinigten, gelangen nun die Fettkörperlappen nicht bis zur Herzwand: zwischen ihnen und der letzteren bleibt noch ein Zwischenraum — der Blut-(Pericardial-)sinus — erhalten, der das Herz unmittelbar umspült. Der Blutsinus trennt auch diesen Fettkörperlappen einerseits vom Ectoderm, andrerseits vom Dotter. Gleichzeitig bleibt der obere Fettkörperlappen, welcher als eine Ausbreitung des oberen Cölomhöhlenabschnittes entstanden war und eine unmittelbare Fortsetzung des Mesodermsomiten darstellt, dessen Höhle sich mit Fettkörperzellen ausfüllte, von diesem unteren Teil des Fettkörpers vollkommen abgetrennt: es bildet sich zwischen denselben eine Unterbrechung in Form eines spaltförmigen Raumes zwischen Ectoderm und Dotter, welcher Raum jetzt auch einen Teil des Blutsinus darstellt. In dem oberen an das Herz angrenzenden Abschnitt des Fettkörpers findet auch eine Ablagerung von harnsauren Salzen statt (auf dem Präparat sind sie gelöst). Das Vorhandensein einer Unterbrechung zwischen dem oberen und unteren Abschnitt erklärt eben, warum die längs der Abdominalfläche des Embryos verlaufenden Ablagerungen von harnsauren Salzen auf den Totalpräparaten des Schabenembryos von den analogen, längs der Dorsalseite ziehenden, durch einen ablagerungsfreien Zwischenraum getrennt erscheinen (Fig. 4, Taf. XXIV).

Die Herzhöhle ist von einem flockigen Niederschlag ausgefüllt,

der sowohl seinem Aussehen, wie auch seiner Farbe (Eosin) nach, sich von denjenigen Niederschlägen unterscheidet, welche auf den Präparaten den Nährdotter vorstellen. Ganz ähnlichen Charakter besitzen auch die in dem Blutsinus sich findenden Niederschläge.

Die aus dem unteren, abdominalen Abschnitt der Cölomhöhlen entstandenen unteren Fettkörperlappen haben sich nun auch in der Richtung der Abdominalseite bedeutend ausgebreitet: sie gelangen (im Abdomen) unter das Nervensystem, indem sie eine Art Kissen bilden, auf dem die Nervenknoten bzw. Commissuren gelagert sind. Auf der Fig. 13 (Taf. XXIV) kann man sehen, wie sich am unteren Fettkörperrand eine Art Knospe — eine Zellgruppe — bildet, die nach der Abdominalseite auswächst und, in den Zwischenraum zwischen dem Nervensystem und der Körperwand eindringend, denjenigen Abschnitt des Fettkörpers darstellt, welcher dem Nervensystem als Unterlage dient.

Fig. 17 und 17*a* (Taf. XXV) sind nach denjenigen Präparaten gemacht, welche auf der Dorsalseite mit dem ausgetretenen Dotter übergossen sind (»äußerer Dotter« von Cholodkowsky); dieser Dotter hat sämtliche freie, zwischen den nach der Dorsalseite ziehenden feinen Zellmembranen liegende Zwischenräume ausgefüllt und hat sich teilweise ganz nach außen entleert. Deswegen ist auf diesen Zeichnungen der körnige Inhalt dieser Zwischenräume, als ein zweifelloses Kunstprodukt, nicht abgebildet. Auf der Fig 18 (Taf. XXV), die nach einem mit heißem Sublimatalkohol behandelten Präparate gezeichnet ist, erblickt man den Unterschied zwischen dem mit einem körnigen Niederschlag — dem koagulierten Bluteiweiß gefüllten — Blutraum und der auf dem Präparat leer erscheinenden Cölomhöhle.

Im allgemeinen erinnern meine Zeichnungen außerordentlich an die die Herzentwicklung beim Skorpion darstellenden Abbildungen in der Arbeit von Brauer (1895).

Auf diese Weise entstehen die Cölomhöhlen beim Schabenembryo in Form von Blasen mit zelligen, aus dem Mesoderm sich bildenden Wandungen, und erscheinen im Moment ihres Zustandekommens mit einer wässerigen Flüssigkeit gefüllt, deren Quantität sich eine Zeitlang noch vermehrt, denn die Cölomhöhlen vergrößern sich noch, nachdem sie sich gebildet haben. In den zelligen Wandungen der Cölomhöhlen findet eine Zellvermehrung statt, und es trennen sich davon ganze Zellgruppen ab, die verschiedenen Organen (den Muskeln, der vielleicht mesodermalen Darmhülle, den unter der Haut liegenden mesodermalen Elementen, auch den Gonaden und der Herzwand) als Ursprung dienen. Dieser Frage schenke ich keine besondere Aufmerksamkeit. Aber auf Kosten der Cölomhöhlenwandungen findet auch die Bildung des Fettkörpers statt, welcher, ins Innere der Cölomhöhlen hineinwachsend,

vom ersten Beginn seiner Entwicklung an als ein funktionierendes Organ mit einer speziellen Bestimmung erscheint: er stellt ein Eliminationsorgan des Embryos dar, welches zur Aufspeicherung in seinem Innern bzw. zur Entfernung der Zerfallsprodukte aus dem Stoffwechselkreislauf des Embryos, namentlich der stickstoffhaltigen Produkte in Form von harnsauren Salzen dient (rein d'accumulation). Indem der Fettkörper heranwächst, füllt er die Somitenhöhle aus, die darin sich findende Flüssigkeit verdrängend. Unabhängig von der Cölomhöhlenbildung, findet das Auftreten von Bluträumen statt, welche die Nährflüssigkeit des Embryos einschließen; die Cölomhöhle verschwindet, obliteriert, doch tritt sie nie, auf keinen Stadien in unmittelbare Kommunikation mit dem Blutraum: der Cölomhöhleninhalt vermischt sich nach deren Entwicklung nicht mehr mit dem Inhalt der Bluträume.

Ich will noch hinzufügen, daß jede Cölomhöhle eines jeden Segmentes vollkommen selbständig bleibt; eine Vereinigung der Cölomhöhlen in der Längsrichtung des Körpers in eine gemeinsame »sekundäre Leibeshöhle« mit einem »splanchnischen und einem somatischen« Mesodermblatt findet nicht statt. Jede einzelne Cölomhöhle verwandelt sich in einen selbständigen Fettkörperabschnitt; die Grenzen zwischen ihnen bleiben bis zum Abschluß der Entwicklung vollkommen klar und die Zwischenräume zwischen den Fettkörperpartien haben sich in Abschnitte des Blutraumes oder des Trophocöls umgewandelt.

Um einen Begriff über das definitive Verhalten der genannten Organsysteme — des Herzens, des Blutsinus und der ursprünglichen Cölomhöhlen, oder was nun das Gleiche ist, des Fettkörpers, zu geben, wollen wir deren Lagerung bzw. deren Verhältnis zu einander beim Embryo am Ende der Embryonalentwicklung betrachten (Fig. 21, Taf. XXVI).

Das Herz liegt im pericardialen Blutsinus, der einen Teil des gemeinsamen Blutraumes darstellt; unterhalb des Herzens findet sich das an dessen untere Wand befestigte pericardiale Diaphragma. Die oberen (dorsalen) Fettkörperlappen, welche ursprünglich dem Herzen unmittelbar anlagen, sind jetzt von demselben durch einen ziemlich bedeutenden Zwischenraum — demjenigen der Pericardialhöhle — getrennt. Die unteren Fettkörperlappen, die von den oberen durch einen geringen Blutraum getrennt sind, vergrößern sich gegen das Ende der Embryonalentwicklung und berühren sich stellenweise in der Medianlinie; in andern Fällen aber wird zwischen ihnen ein weiter, einen Teil des Blutsinus bildender Zwischenraum gebildet, — es kann aber dieser Unterschied vom Unterschied in den Kontraktions-

graden der Abdominalmuskeln im Embryo abhängen. Außerdem sind die Abdominallappen des Fettkörpers auch nach unten, in der Richtung der Abdominalfläche ausgewachsen, wo sie in regelmäßigen Abständen unter die Nervenkette eingedrungen sind, indem sie darunter eine Art weiches Fettpolster gebildet haben. Im Fettkörper sind schon Zellen eigner Art entwickelt — große Zellen mit Bakterien oder bakterienähnlichen (bacteroide) Stäbchen. Da der Inhalt der Fettkörperzellen — sowohl die Fetteinlagerungen, wie auch die Harnsäureconcremente — bei der Bearbeitung nach der üblichen Methode sich löst, so erscheinen die recht scharf von dem sie umgebenden Raum abgegrenzten bzw. abgetrennten Fettkörperlappen auf den Präparaten wie leer; und nur die die Bakteroide enthaltenden Zellen fallen durch ihre Größe bzw. Farbe auf; der ursprüngliche metamere Charakter der Fettkörperlappen bleibt noch im Abdomen vollkommen erhalten, wo einzelne Lappen durch die in dorso-ventraler Richtung verlaufenden Äste der Bluträume voneinander getrennt sind.

Im Verdauungstractus sind am Ende der Embryonalentwicklung das Proctodaeum und das Stomodaeum bereits vollkommen entwickelt; das Mesenteron, der Mitteldarm stellt einen in eine Mesodermhülle eingeschlossenen Sack dar, welcher die Reste des Nährdotters enthält und im Körper des Embryos einen schon viel geringeren Platz einnimmt, als die ursprüngliche Masse des Nährdotters. Am vorderen und hinteren Ende stößt das Mesenteron eng an das Procto- bzw. Stomodaeum an und von der Vereinigungsstelle dieser letzteren mit dem Mitteldarm nimmt bekanntlich die Bildung seines Epitheliums ihren Ursprung. Der Mitteldarm, wie auch überhaupt der ganze Darm wird von einem weiten Blutsinus umspült, der einen Teil des Gesamtblutraumes des Körpers oder der Leibeshöhle darstellt.

Eine wirkliche Leibeshöhle, die vom Blutsystem abgesondert und mit einem Peritonealüberzug ausgekleidet ist, existiert bei den Insekten, bekanntlich nicht. Die ursprünglichen Cölomhöhlen obliterieren gänzlich, indem sie durch die sie ausfüllenden Fettkörpergewebe verdrängt werden, und nehmen an dem definitiven Aufbau der Leibeshöhle (gegen Cholodkowsky) nicht Teil.

Die Bluträume entstehen im Laufe der allmählichen Entwicklung des Embryo in Form von Spalten zwischen den Organen; vor allem erscheint, wie schon oben beschrieben, der den Dotter (= das künftige Mesenteron) umspülende Blutsinus an der Bauchseite, zwischen der abdominalen Nervenkette, dem Dotter und den Cölomhöhlen, in die der Fettkörper hineinwächst. Entsprechend dem Wachstum des

Embryos nach der Dorsalseite scheint sich dieser Abdominalsinus in die enge Spalte zwischen dem (von einer Mesodermhülle überzogenen) Dotter und dem anliegenden Fettkörper einzukeilen und verbreitert sich allmählich nach der Rückenseite, indem er die Wand des Dottersackes (Mesenteron) fortwährend umgibt.

Zur Zeit des Schließens der Rückenseite des Embryos bildet sich auf der Dorsalseite des Dotters ein weiterer Blutsinus — im Zwischenraum zwischen den nach der Medianebene der Dorsalfläche heranwachsenden Anlagen der oberen Fettkörperlappen — den Auswüchsen des oberen Abschnittes der Cölomhöhlen.

Mitten in diesem Dorsalsinus bildet sich, wie oben beschrieben, das Herz, während er selbst zum Pericardialsinus wird. Der durch das pericardiale Diaphragma in zwei Abschnitte geteilte Dorsal-(Pericardial)sinus kommuniziert mit dem den Dottersack von den Seiten umspülenden Blutraum und durch dessen Vermittlung mit dem Abdominalsinus (Ventralsinus).

Ich kann aber nicht sagen, ob die den Dotter von den Seiten umspülenden Bluträume einen vollkommen ununterbrochenen Blutbehälter darstellen, oder ob die beiderseits dem mittleren Darmteil (dem Dotter) anliegenden Fettkörperlappen enger mit dem Darm verwachsen. Auf den Präparaten sind die seitlichen Blutsinus neben dem Darm, zwischen ihm und dem Fettkörper immer nur an einzelnen Stellen sichtbar; der Darm erscheint meistens nicht allseitig vom Blut umgeben, — aber dieses Bild mag veränderlich sein und vom Kontraktionsgrade des einen oder andern Muskelsystems des Abdomen oder des Darms selbst abhängen. — Von diesem Hauptteil des Blutsystems — dem perienteralen Sinus mit seinen Hauptabschnitten — dem Dorsal- oder Pericardialsinus bzw. dem Ventral- oder Neuralsinus gehen nach verschiedenen Richtungen die Fortsetzungen der Bluträume ab.

Wie schon erwähnt wurde, erhalten noch die einzelnen Fettkörperlappen ihre metamere Lagerung und die Fettlappen einzelner Abdominalsegmente sind durch die, vom perienteralen Sinus abgehenden Bluträume voneinander getrennt; von diesen Bluträumen verlaufen schon enge Kanäle auch ins Innere des Fettkörpers, die zwischen dessen Zellen eindringen. Die spaltförmigen Räume, welche die Fettlappen von dem äußeren Überzug trennen, stellen ebenfalls Bluträume dar. Endlich muß man noch die Blutsinus des Kopfes, des Thorax und der Extremitäten erwähnen, die ich hier unbetrachtet ließ.

Das Blut, das die Bluträume des Körpers füllt, bleibt bis zu Ende der Embryonalentwicklung sehr arm an Formelementen.

Sein flüssiges Plasma bildet bei der Behandlung mit den Fixierungsmitteln, von den mittleren Entwicklungsstadien an, einen ziemlich dichten, aber außerordentlich zarten und feinkörnigen oder flockigen Niederschlag; auf den nur mit Kernfarben gefärbten Präparaten, nimmt dieser Niederschlag meistenteils gar keine Farbe auf und ist dann beinahe unsichtbar: die Bluträume zwischen den Organen machen den Anschein leer zu sein. Doch mit Eosin färbt sich, von den mittleren Entwicklungsstadien an, der Blutniederschlag dicht und gleichartig, und dann treten auf dem Präparat die beschriebenen Sinus mit besonderer Deutlichkeit hervor: das Herz in dem Pericardialsinus, die Bluträume zwischen den Fettkörperlappen bzw. innerhalb derselben, wie es auf der Fig. 20 (Taf. XXV) und 21 (Taf. XXVI) gut zu sehen ist.

Auf der Fig. 21 (Taf. XXVI) sieht man den hinteren Abschnitt des Dorsalsinus in derjenigen Region, wo dem Dotter das Proctodaeum sich anlegt, bzw. die darin eingetauchten und vom Blut unmittelbar umspülten Malpighischen Gefäße.

Bei Cholodkowsky (1891) begegnet man in der Beschreibung der Entwicklung genannter Organsysteme zahlreichen Ungenauigkeiten. Als Stammursache seiner Fehler erscheint die irrtümliche Beobachtung der scheinbaren Existenz eines besonderen äußercn Dotters, welcher den Embryonalstreifen von außen überzieht und die inneren Höhlen des Embryos ausfüllt (»homogener äußerer Dotter . . . welcher . . . den Embryo mehr und mehr umgibt und sogar durchtränkt«, S. 50). Wie es schon von seinen Kritikern, darunter von dem verstorbenen Prof. A. Kowalevsky, schon in seiner Doktordisputation, hervorgehoben wurde, ist diese Lehre von dem äußeren Dotter irrtümlich und auf einer unrichtigen Deutung der Präparate gegründet.

Auf Präparaten des Schabenembryos kann man in der Tat nicht selten sowohl außerhalb wie auch an verschiedenen Stellen des Embryos Dotter sehen; auf manchen Entwicklungsstadien gelingt es sogar schwer es zu vermeiden, doch stellt es immer ein Kunstprodukt, das Resultat einer mangelhaften (mißlungenen) Bearbeitung dar. Bei gelungener Erhaltung des Embryos stellt es sich immer heraus, daß weder außerhalb des Embryos, noch außerhalb der mesodermalen Dotterhülle überhaupt Elemente des Nährdotters vorkommen, — der gesamte Dotter liegt im mittleren Teil des Eies, indem derselbe von

den Geweben des wachsenden Embryos umgeben wird, aber weder in deren Inneres, noch außerhalb derselben eindringt. Deswegen erscheint es auch unmöglich, daß die Dotterzellen oder -kerne, denen CHOLODKOWSKY eine bedeutende histogenetische Rolle (Bildung des Fettkörpers, der Blutzellen, der Genitalanlage) zuschreibt, dieselbe weder spielen, noch spielen können. Die Fettkörperbildung ist von HEYMONS (1891) richtig beschrieben worden.

CHOLODKOWSKY bildet auf seinen Zeichnungen (Fig. 73, 74) den von mir beschriebenen abdominalen Blutsinus ab und beschreibt denselben unter dem Namen der medianen Region. »Diese Region liegt eigentlich außerhalb des Nahrungsdotters und ist mit homogenem äußeren Dotter ausgefüllt, welcher sie, wie wir im Kapitel II gesehen haben, den Embryo mehr und mehr umgibt und sogar durchtränkt . . . kleine, in der medianen Region zerstreute Kerne liegen entweder frei, oder dicht an der Grenze des Nahrungsdotters, oder aber sie legen sich mehr an die Somitenwandung an. Ganz ähnliche, blasse, den kleinen Dotterkernen in allen Beziehungen entsprechende Kerne kommen nun auch innerhalb der Somite, namentlich im medialen Abschnitte der Ursegmentenhöhle vor. Sie liegen in heller, dem homogenen äußeren Dotter ganz ähnlicher und undeutlich vacuolisierter Masse und bilden die Fettkörperanlage.« Die mediane Region ist eben der Ventralsinus; derselbe ist mit Blut und nicht mit Dotter gefüllt, und der Fettkörper bildet sich nicht aus den Dotterzellen, sondern in einer andern Weise.

Ganz irrtümlich erscheint auch die Vorstellung von CHOLODKOWSKY über die Entstehung der definitiven Leibeshöhle der Schabe und über das Schicksal der Cölomhöhlen. Entsprechend seiner Darstellung, atrophieren die Somitenwandungen und deren Höhlen treten in Kommunikation mit den übrigen, ursprünglichen Leibeshöhlen. »Die mediale Wandung der Somiten wird vollständig aufgelöst, so daß die rechte und linke Hälfte der definitiven Leibeshöhle durch die Vermittlung der medianen Region frei miteinander kommunizieren . . . Aus dem Gesagten ist klar, daß die definitive Leibeshöhle sehr komplizierten Ursprungs ist. Sie wird nämlich aus Resten der primitiven Furchungshöhle (die mediane Region), aus einigen Bestandteilen des Cöloms (Extremitäten) und aus Schizocölomräumen zusammengesetzt« (S. 52).

Diese Vorstellung von dem Ursprung der Cölomhöhle der Schabe oder, was das gleiche ist, von deren Bluthöhle, entspricht keineswegs der Wirklichkeit. Niemals atrophiert die Cölomhöhlenwand derart,

daß die betreffende Höhle dabei mit dem derselben anliegenden Blutraum kommunizieren könnte. Wenn die unteren, an die Extremitäten angrenzenden Partien der Cölomhöhlen verschwinden, so beginnt dabei, wie Heymons andeutet, vor allem ». . . das Lumen des Cölomsäckchens zu verschwinden . . .« und nur darauf werden die Zellen der Somitenwand zum Aufbau von Muskeln verwendet. Im mittleren und oberen Somitenteil dienen die Wandzellen zum Aufbau verschiedener Organe, aber die Somitenhöhle wird dabei durch die in dieselbe einwachsende Fettkörperanlage verdrängt, und keineswegs tritt sie mit dem anliegenden Blutraum in Kommunikation, sowie auch die Somitenwand keiner »Atrophie« unterliegt. Die Cölomhöhlen verschwinden, obliterieren, verwachsen, aber sie zerfallen nicht. Der flüssige Inhalt der Cölomhöhlen verschwindet, aber vermischt sich nicht unmittelbar mit dem flüssigen Inhalt der Cölomhöhle. Und die sogenannte »Cölomhöhle« oder die Bluthöhle der Schabe hat, entgegen der Meinung von Cholodkowsky, einen vollkommen einheitlichen Ursprung. — Es ist das »Schizocöl« oder das »Trophocöl«, um den Langschen Ausdruck zu gebrauchen, welches infolge der Zubereitung im Dotter, durch die Arbeit der Dotterzellen oder der Entodermzellen, der Nährflüssigkeit des Organismus oder des Blutes, welches, durch die Mesodermhülle des Nahrungsdotters (die Wandung des ursprünglichen Mesenteron) heraustretend, in die Zwischenräume zwischen die sich bildenden und wachsenden Organe eindringt, indem es stellenweise weite »Sinus« bildet, sich formiert.

Dementsprechend sind auf den Zeichnungen von Cholodkowsky die Verhältnisse zwischen dem Fettkörper und der Leibeshöhle ganz unrichtig wiedergegeben. Auf den Fig. 60, 61, 63 erscheint die Leibeshöhle von unbestimmten, in Unordnung zerstreuten Körperchen, die den Fettkörper darstellen, sowie von Häufchen der Harnsäureconcremente ausgefüllt, welche unmittelbar innerhalb der Leibeshöhle zu liegen scheinen. Indessen stellt der Fettkörper in Wirklichkeit immer eine kompakte, vollkommen scharf begrenzte Zellenmasse dar, welche, wie es ganz richtig bei Heymons wiedergegeben und auf meinen Abbildungen zu sehen ist, von der Leibeshöhle oder von der Bluthöhle ganz scharf abgegrenzt ist. Falls infolge des Auflösens der Fett- wie auch Harnsäureeinschlüsse der Fettkörper auf den Präparaten in Form von eigentümlichen leeren Räumen erscheint, so sind auch diese von der übrigen Leibeshöhle scharf abgegrenzt. Der Fettkörper nimmt von Anfang an einen ganz bestimmten Platz im Körper ein, den von früher existierenden Cölomhöhlen, indem er als deren Substituent

erscheint, wie die Wirbelsäule die Chorda zu ersetzen pflegt, indem sie die letztere verdrängt.

Besser gelungen sind CHOLODKOWSKYS Beobachtungen des Prozesses der Herzentstehung selbst, die, allem Anschein nach, der Wirklichkeit nahe kommen, wenn man den auch hier figurierenden äußeren Dotter nicht in Betracht nimmt. Beim Schließen der Rückenseite des Embryos ist der Dorsalraum beiderseits von zwei Mesodermlamellen begrenzt, die »das Hautmuskelblatt mit dem Darmfaserblatt« von jeder Seite vereinigen und »den dorsalen Abschnitt der Leibeshöhle zusammensetzten«. »Der an der dorsalen Seite des Embryos zwischen diesen Mesodermlamellen eingeschlossene Zwischenraum ist von der homogenen Masse des äußeren Dotters ausgefüllt, welcher, wie wir es an mehreren Beispielen gesehen haben, sämtliche außerhalb des Nahrungsdotters liegende Teile des Embryos durchtränkt.« In der Tat kommt auf diesen Stadien — zur Zeit des Schließens der Dorsalseite bzw. der Herzbildung — auch wirklich ein Austreten des Dotters besonders leicht zustande, und es ist schwer, Präparate mit dessen Fehlen in der Region des Pericardialsinus zu erhalten, dennoch ist das Vorhandensein des Dotters sowohl hier, wie auch in andern Fällen, ein Kunstprodukt, das durch mechanische Schädigungen hervorgerufen wird. »Dieser ventralwärts vom Entoderm, dorsalwärts vom Ectoderm, seitlich aber von den eben erwähnten Mesodermlamellen begrenzte Zwischenraum ist nichts andres, als die Anlage des Rückengefäßes. Die Entwicklung des letzteren geschieht nun in sehr einfacher Weise: der oben beschriebene Zwischenraum verengt sich etwas durch fortgesetztes dorsales Wachstum des Fettkörpers und nimmt eine viereckige Gestalt an, die die Ecken bildenden Mesodermzellenhaufen vermehren sich stark und entsenden längs des Ectoderms und Entoderms je zwei gegeneinander wachsende und endlich sich vereinigende Vorsprünge. Dadurch wird die Höhle des Herzens auch dorsal- und ventralwärts von mesodermalen Zellen begrenzt« (S. 54). WHEELER (1889) spricht in wenigen Worten über die Herzentwicklung, indem er sie von besonderen Zellen — den Cardioblasten — ableitet und gibt eine Zeichnung (53), auf der ein ganz ausgebildetes Herz wiedergegeben ist; von den Seiten legen sich dem Herzen unmittelbar Zellgruppen an, in denen die oberen (dorsalen) Fettkörperlappen samt den infolge der Lösung von fettigen und harnsauren Einschlüssen entstandenen Hohlräumen leicht erkennbar sind. Auf der Fig. 55 sieht man das Herz im Pericardialsinus; die Hohlräume beiderseits des Sinus entsprechen wiederum den dorsalen Fettkörperlappen. Die An-

gaben über die Entwicklung der Leibeshöhle sind sehr unvollkommen und unrichtig.

Nach Heymons (1895) bildet sich das Herz bei der Schabe bzw. bei den Orthopteren überhaupt aus den Seitenlacunen, die allmählich an der Rückenseite zusammenstoßen; die untere Fläche (der Boden) dieser Lacunen wird durch die Cardioblasten abgeschlossen, den »aus den dorsoventralen Enden der Ursegmente« sich heraussondernden Zellen, aus denen darauf auch die Herzwand selbst sich bildet.

Cholodkowsky (1891) und Heymons (1895) bringen ziemlich ausführliche Angaben über die Herzentwicklung bei Insekten, die von den Autoren gegeben wurden, welche vor ihnen in der Insektenembryologie gearbeitet hatten; in den letzten 15 Jahren haben sich unsre Kenntnisse auf diesem Gebiete wenig verändert.

Als eine der letzten Arbeiten, welche sich mit der Herzentwicklung bei Insekten beschäftigt, erscheint diejenige von Verson (1908, 1909) über den Bau des Rückengefäßes bei dem Seidenspinner. Nach Verson bildet sich das Herz beim Embryo des *Bombyx mori* durch Zusammenwachsen an der Dorsalseite von zwei pulsierenden Lacunen der Seitenflächen (seitlichen Lacunen) des Embryo; — indem sie sich an der Rückenseite mit einander vereinigen, bilden sie den Herzschlauch des Embryo, wobei die Wand selbst des Gefäßes nur durch einige große Zellen, die Cardioblasten gebildet wird, deren Ursprung unaufgeklärt geblieben ist. Die übrigen Zellen der Lacunenwand bilden den Befestigungs- bzw. den Stützapparat des Herzens. Das Schließen des Herzschlauches findet vor dem Schließen des Mesenterons an der Dorsalseite statt; und eine Zeitlang bleibt das Dorsalgefäß durch eine besondere Öffnung »apertura ombilicale« in Verbindung mit der Mesenteronhöhle, d. h. mit dem Dotter. »Allora esso (aorta) appare tutto occupato da sferule di tuorlo che cominciano subito a mandar fuori i primi leucociti . . .«, die übrigens bald auch in dem Dorsalgefäß verschwinden, »non seguito a muoversi che semplies siero filtrato, siero libero da ogni sospensione solida e figurata« (p. 1314).

Das Vorfinden des Dotters in der Herzhöhle erinnert an den »äußeren Dotter« von Cholodkowsky und kann wahrscheinlich ebenfalls durch die Verlegung des Dotters infolge der Kontraktion bei der Bearbeitung erklärt werden; daß die Dotterkügelchen (sferule di tuorlo) die ersten Leucocyten bilden könnten, erscheint eher als ein lapsus linguae der Verfassers, — möglicherweise wollte er sagen — Zellen oder wenigstens Kerne des Dotters. Die Zeichnungen in der Arbeit von Verson sind undeutlich.

Die Frage, woher die Zellen stammen, aus denen die Herzwand aufgebaut wird, — ob aus den Cölomhöhlenwandungen, nach der LANGschen Theorie (Trophocöltheorie [1903]), oder aus den in den Bluträumen vom Beginn ihrer Entstehung sich findenden Mesenchymzellen, — ist noch nicht mit genügender Aufmerksamkeit untersucht worden. Auch ich entschließe mich nicht mich darüber vollkommen kategorisch auszusprechen; das Herz bildet sich keineswegs aus sich vereinigenden Rinnen, die durch die Ränder der Cölomhöhlen gebildet werden; seine Wandungen werden aus ausgestreckten Zellen zusammengesetzt, die vom Rand der Cölomhöhlen über den Dorsalsinus nach dem Ectoderm bzw. Dotter verlaufen; doch will ich mich enthalten über den Ursprung dieser Zellen ein definitives Urteil auszusprechen.

D. Schlußfolgerungen.

Wir wollen nun schauen, was für eine Deutung wir den beschriebenen Entwicklungsprozessen geben können, indem wir auch diejenigen physiologischen Prozesse in Betracht ziehen, welche gleichzeitig im Embryo vor sich gehen müssen.

In dem sich bildenden Embryonalstreifen findet eine energische Vermehrung und ein Ortswechsel der Zellen statt, die nach den von der Architektonik des sich entwickelnden Körpers festgestellten Kurven bzw. Trajektorien sich richten. Das Wachstum, die Vermehrung und die Bewegung der Zellen hängen mit dem Stoffwechselprozeß, vor allem mit der Ernährung zusammen. Als eine Quelle für die Ernährung erscheinen diejenigen mächtigen Ablagerungen von organischen Stoffen — von Eiweiß, Fetten und Kohlehydraten, — welche in der ursprünglichen Eizelle sich anhäufen und jetzt eine Art Unterlage oder Substrat bilden, auf dem der Embryonalstreifen zu liegen kommt und sich weiter entwickelt.

Die Zellen des Embryonalstreifens liegen zunächst direkt auf dem Nahrungsdotter, doch die Fähigkeit, denselben unmittelbar zu assimilieren, scheint ihnen zu fehlen, so daß die Vermittlerrolle in dieser Hinsicht besonderen zelligen Elementen — den Dotterzellen bzw. Dotterkernen zukommt, welche, ungeachtet ihrer Entstehungsweise, die trophische Aufgabe — den Prozeß der vorhergehenden Bearbeitung oder »Verdauung« des Dotters, übernehmen.

Über die verschiedenartigen, der Dotterverdauung dienenden Zellelemente siehe bei HEYMONS (1895) und insbesondere bei FRIEDERICHS (1906).

Die Zellen des Embryonalstreifens resorbieren und assimilieren die durch Vermittlung von trophischen Zellelementen zubereiteten Produkte des verdauten Dotters. Auf diese Weise geschieht die Ernährung der Zellen des Embryos. Gleichzeitig aber bilden sich darin natürlich auch die Produkte des Zerfalls, des Verbrauchs. Sich aus den Zellen ausscheidend, gehen sie sowohl in die intracellulären Räume, wie auch in den Zwischenraum zwischen dem Embryonalstreifen und Dotter über. Das muß aber rasch zu ungünstigen physiologischen Verhältnissen hinführen. Im Zwischenraum zwischen dem Dotter und dem Embryo findet sich die aus dem Dotter austretende, von den Trophocyten zubereitete Nährflüssigkeit; das Auftreten von den aus den Zellen des Embryo sich ausscheidenden Zerfallsprodukten muß deren Qualität verderben und zur Autointoxikation führen. Es kann ja nur die Kohlensäure sofort nach außen entfernt werden; alles übrige — wir möchten daran erinnern — kann nicht nach außen befördert werden und muß in dem Embryo zurückbleiben. Wenn es aber nicht entfernt werden kann, so kann es doch noch eliminiert werden. Wir sehen in der Tat, daß sehr bald nach dem Entstehen des Embryonalstreifens, sobald sich außer dem Ectoderm auch eine zweite Zellenreihe — das Mesoderm — bildet, folgender Prozeß zustande kommt. In den einzelnen Segmenten, in welche der Embryo eingeteilt ist, bilden die Mesodermzellen jederseits je eine Lamelle, welche sich in eine Art Schale verwandelt, indem sie sich einbiegt und ihre Ränder einrollt; die Vereinigung der Ränder wandelt diese Schale in ein geschlossenes Bläschen um. (In den meisten Fällen geht die Entstehung der Cölomhöhle bei verschiedenen Tieren in einer andern Weise vor sich: wir nehmen aber ein spezielles Beispiel und wollen untersuchen, wie es mit der Sache bei der Schabe steht.) In dem geschlossenen Bläschen findet sich von Anfang an eine geringe Quantität Flüssigkeit; da das Bläschen während der ersten Zeit rasch wächst, so vermehrt sich auch die darin eingeschlossene Flüssigkeitsmenge. In der Tat, als die am meisten charakteristische Eigenschaft der Cölombläschen des Schabenembryo erscheint diejenige, daß sie Flüssigkeitsbehälter darstellen: es sind geschlossene, mit Flüssigkeit gefüllte Bläschen.

Es frägt sich, was für einen Charakter, was für Eigenschaften besitzt nun diese Flüssigkeit?

Eine direkte Antwort auf diese Frage können wir nicht geben, weil bei dem jetzigen Zustand unsrer Forschungsmethoden die mikrochemische Untersuchung der Cölombläschenflüssigkeit des Schabenembryo für uns unzugänglich ist. Die mikroskopischen Präparate,

mit deren Hilfe wir die Morphologie des Embryo studieren, geben auf die rein physiologischen Fragen keine Antwort; wir sehen darin nur, daß die in den Cölomhöhlen eingeschlossene Flüssigkeit keine auf den Präparaten nachweisbaren (sich färbenden) Niederschläge gibt, bzw. keine Formelemente enthält. Es bleibt uns nur die Möglichkeit, nach morphologischen Argumenten zu suchen und Hypothesen zu bauen.

Die erste Vermutung, die wir aussprechen könnten, wäre diejenige, daß die in den Cölomhöhlen enthaltene Flüssigkeit gerade dieselbe durch Vermittlung der Trophocyte aus dem Dotter gebildete Nährflüssigkeit darstellt, von der weiter oben die Rede war. Doch dieser Vermutung widersprechen manche Erwägungen. Vor allem diejenige, daß die paarweise in der Segmentenreihe liegenden Cölombläschen sämtlich vollkommen geschlossen sind. Dies widerspricht dem Sinn bzw. der Idee selbst der Entstehung des Blutsystems, als einer Flüssigkeit, die das innere Milieu des Organismus bildet und dessen Einheitlichkeit und Ungeteiltheit in chemischer Beziehung bedingt, wie das Nervensystem die Einheitlichkeit bzw. Gesamtheit, dessen Reaktionen bestimmt; das Blut dient zum chemischen Stoffwechsel zwischen den Zellen, verteilt sich innerhalb des Organismus und bewegt sich. Die Bildung eines Ernährungssystem in Form eines Systems von geschlossenen Bläschen ist eine Absurdität.

Zweitens konstatieren wir sofort nach der Heraussonderung der Cölombläschen, oder vielleicht auch gleichzeitig damit, da die ersten Schritte dieses Prozesses auf den mikroskopischen Präparaten schwer wahrzunehmen sind, — das erste Auftreten des echten, zweifellosen Blutsystem — die Bildung des Ventralsinus, als des ersten individualisierten Teiles des perienteralen oder circumvitellaren Sinus. Wie oben auseinandergesetzt, wird die aus dem Dotter von den Trophocyten zubereitete trophische Flüssigkeit von den Zellen des auf dem Dotter ruhenden Embryonalstreifens resorbiert.

Auf den früheren Entwicklungsstadien existiert zwischen den Zellen des Embryonalstreifens und dem Dotter kein irgendwie (abgesonderter) individualisierter Zwischenraum: die Zellen des Embryo lagern sich dem Dotter unmittelbar an. In dem Masse aber, wie der Embryonalstreifen sich herausdifferenziert, die Anlagen der gegliederten Anhänge gebildet werden, die Cölombläschen bzw. die Anlagen des Nervensystems erscheinen und rings um den Dotter herum, zunächst auf der Ventralseite, dessen zellige Hüllen — die entodermale (?) und mesodermale auftreten, bildet sich, wie oben beschrieben, zwischen dem Dotter und den anliegenden Embryoteilen — den Cölombläschen

und der Nervensystemanlage — ein morphologisch deutlich differenzierter Raum — der Ventralsinus, der erste sich entwickelnde Teil des Blutsystems oder der Leibeshöhle (diese beiden Begriffe stimmen bei der Schabe überein).

Und diese zweifellose Bluthöhle, die von Anfang an die Nährflüssigkeit einschließt, hat mit den Cölomhöhlen nichts zu tun und ist von denselben vollkommen unabhängig. Dies muß uns aber zu der Überzeugung führen, daß zwischen dem flüssigen Inhalt des Blutraumes — des Blutsinus, und dem flüssigen Inhalt der Cölombläschen ein tiefer physiologischer Unterschied bestehen muß. Wenn es nach ihrer Zusammensetzung ähnliche, in physiologischer Beziehung analoge Flüssigkeiten, wie Blut und Lymphe, wären, dann würde deren vollkommene Abgeschlossenheit absurd. Gänzliche Isolierung bzw. Abgesondertheit der Cölombläschen bringen unwillkürlich auf den Gedanken von deren eliminierendem Charakter, gibt uns die Möglichkeit, die Vermutung auszusprechen, daß die Cölombläschen des Schabenembryo Eliminationsorgane, excretorische Bläschen des Embryo darstellen.

Auf diese Weise stellen, nach meiner Hypothese, die Cölombläschen temporäre Organe zum Zweck der Anhäufung derjenigen stickstoffhaltigen Stoffwechselprodukte dar, welche im Embryo gebildet werden, aber aus demselben nicht entfernt werden können, — eine Art provisorische Harnblasen, Eliminationsorgane.

Wir kennen jetzt in der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere bereits eine Reihe von Beispielen der Existenz der Eliminationsorgane, — der Organe, in denen sich, ohne nach außen entfernt zu werden, Ausscheidungsprodukte des Tieres anhäufen (reins d'accumulation); darüber werde ich weiter unten ausführlicher sprechen.

Hier will ich nur eins erwähnen. Wir sind gewöhnt zu denken, daß eine solche Ausscheidungsart nur für die Elimination in fester Form zulässig ist; eine niemals sich entleerende Harnblase würde für uns als eine Absurdität gelten.

Dennoch existieren auch derartige Beispiele. Die Ascidienniere besteht aus einem System von verschlossenen, in ein bindegewebiges Stroma eingeschlossenen und von Blutlacunen umgebenen Bläschen; dieselben kommunizieren miteinander nicht und besitzen keine Ausführungsgänge. Darin findet im Laufe des ganzen Lebens des Tieres eine Ansammlung von Flüssigkeit bzw. von Harnsäureconcrementen statt; diese Bläschen wachsen allmählich während des Lebens des Tieres; nach Kupffer (1872) findet sogar eine beständige Neubildung derselben statt. Bei der *Molgula* ist die Niere nur aus einer solchen

Blase zusammengesetzt, welche, im Verhältnis zu den Tierdimensionen, eine ungeheure Größe besitzt; in dieser Blase häufen sich während des ganzen Lebens des Tieres Flüssigkeit bzw. Harnsäureconcremente an. Hier haben wir eine nach dem Typus der Harnblase gebaute Niere (rein d'accumulation), welche nicht nur feste Concremente, sondern auch Flüssigkeit in ihrem Innern ansammelt. Dahlgrün (1901) vermutet, daß diese Blase während des ganzen Lebens des Tieres wächst (Kupffer, 1872; Dahlgrün, 1901).

Das weitere Schicksal der Cölomhöhlen des Schabenembryo kann auch als ein Argument zu gunsten ihrer eliminierenden Bedeutung dienen. Die Cölomhöhlen, welche zunächst sich rasch in ihren Dimensionen vergrößern, existieren jedoch nicht lange. Ein weiteres Wachstum derselben würde wahrscheinlich dasjenige der sich entwickelnden Organe des Embryo stören.

Dabei aber findet keine Zerreißung bzw. kein Verschwinden der Höhlenwandungen statt und es bildet sich keine Kommunikation zwischen der Cölomhöhle und der Bluthöhle (Leibeshöhle), wie es Cholodkowsky vermutet und wie es gewöhnlich bei den Insekten angenommen wird (Lang). In dem unteren Abschnitt der Cölomhöhle eines jeden Somiten (beiderseits desselben) schrumpft ihre Wand und erst darauf werden ihre Zellen zum Aufbau der Muskeln verwendet; im mittleren Teil aber wird die Höhle durch die darin hineinwachsenden Anlagen des Fettkörpers verdrängt. Die Flüssigkeit wird dabei hinausgedrängt. Wohin — darüber können wir garnichts sagen. Das Wasser könnte vielleicht austrocknen, verdunsten, wie es mit dem Wasser in der Allantois der Vögel am Ende der Entwicklung der Jungen geschieht; möglicherweise entweicht dasselbe nach dem Blutsystem. Was die stickstoffhaltigen Zersetzungsprodukte anbetrifft, so können sie, laut unsrer Hypothese, aus der Cölomhöhle nicht entweichen. Es ist aber für dieselben nicht schwer, einen Platz zu finden. Die in die Cölomhöhle einwachsende Fettkörperanlage stellt ganz zweifellos und unstreitbar ein rein d'accumulation, eine Eliminationsniere dar. Schon in den ersten sich bildenden Fettkörperzellen lagern sich Harnsäureconcremente ab; so bietet der Gedanke nichts absurdes dar, daß die in der Cölomhöhle in Lösung sich findenden stickstoffhaltigen Zerfallsprodukte, bei der Verdrängung aus derselben durch die hineinwachsende Fettkörperanlage in deren Zellen zur Ablagerung in festere Form gelangen. Der Fettkörper erscheint demnach im Verhältnis zur Cölomhöhle vom physiologischen Standpunkt aus, als deren Substituent: er setzt ihre Arbeit fort. In dem Schabenembryo findet

während seiner Embryonalentwicklung ein Wechsel und eine Neubildung von Ausscheidungsorganen statt, die teilweise nur temporär beim Embryo funktionieren, teilweise für immer bleiben (Cölomhöhle — Fettkörper — Malpighische Gefäße), in ähnlicher Weise, wie es bei dem Embryonen der Wirbeltiere vorkommt (*Pronephros, Mesonephros, Metanephros*); dabei besitzt bei den Wirbeltieren das Cölom zweifellos ebenfalls eine eliminierende Bedeutung.

Auf der Fig. 10 (Taf. XXIV) begegnen wir dem Fettkörper, nachdem derselbe den mittleren Teil der Cölomhöhle bereits verdrängt hat, aber dessen Konturen noch vollkommen erhält. Ein solches Stadium erscheint als die beste Illustration meines Gedanken: die Konturen der ursprünglichen Cölomhöhlen bleiben erhalten, doch anstatt der Eliminationsflüssigkeit ist diese Höhle mit festen Eliminationsablagerungen — den Harnsäureconcrementen ausgefüllt.

III. Excretorische Elimination beim Gastropodenembryo.

Die Schabe kann auf diese Weise als ein klassisches Beispiel eines Tieres dienen, während dessen Embryonalentwicklung in großen Dimensionen eine Elimination der Zersetzungsprodukte in Form von Massenanhäufungen von festen Concrementen (harnsauren Salzen) im Fettkörper des Embryos stattfindet. Hier kommt es so klar und unstreitbar zum Vorschein, daß kaum noch etwas zu wünschen übrig bleibt. Einer andern Art von Erscheinungen, die aber augenscheinlich vollkommen analog sind, begegnet man während der Embryonalentwicklung einiger Mollusken — Gastropoden — wobei die Erscheinungen der excretorischen Elimination ebenfalls prachtvoll hervortreten. In dieser Hinsicht sind die Beobachtungen von Glaser (1906) an der *Fasciolaria tulipa* besonders interessant.

Diese Schnecke legt ihre Eier in große Kapseln (bis $1^1/_2$ cm Länge), in deren Innern, in einer weißlichen Flüssigkeit, eine außerordentlich große Menge sehr kleiner Eier (bis über 2000) schwimmen. Von dieser enormen Eiermenge wird eine verhältnismäßig geringe Zahl befruchtet und unterliegt der weiteren Entwicklung (im Mittel etwa sechs Embryonen auf eine Kapsel). Die übrige Masse der unbefruchteten Eier entwickelt sich nicht weiter, wird von den sich entwickelnden und wachsenden Embryonen resorbiert und dient zur Ernährung derselben. Die sich entwickelnden Embryonen schwimmen auf diese Weise in demjenigen Material — der eiweißhaltigen Flüssigkeit mit einer Menge unentwickelter Eier — welches ihnen zur Nahrung dient. Die physiologische Unmöglichkeit einer Ausscheidung von Excreten in dieses Milieu ist klar. Und in der Tat, es fangen schon sehr früh eliminatorische Excretionsorgane an, sich im Embryo zu differenzieren. Sie erscheinen in Form einiger durch ihr Aussehen bzw. ihre Größe sich auszeichnender Ectodermzellen; dann treten zwei hohle Ectoderm-

ausstülpungen beiderseits des Mundes auf; deren Zellen bilden ein Syncytium, in dem Kerne und Vacuolen zerstreut sind. Diese Ausstülpungen trennen sich vom Körper des Embryos ab und nehmen die Form von kugeligen oder kolbenartigen, gestielten Bläschen an; nach und nach füllt sich deren Höhle mit Zellen ectodermalen Ursprungs und diese Organe verwandeln sich in ein Paar fester zelliger Anhänge, die mit Körnchen und Vacuolen vollgestopft sind. Im Laufe der Entwicklung bzw. des Wachstums des Embryos verschieben sich diese Organe nach dessen oberen Ende und kommen in Berührung mit dem Velum; gegen das Ende der Entwicklung der Larve erleiden diese Organe eine Degeneration (die Kerne zerfallen) und endlich fallen sie einfach ab. Das sind provisorische embryonale Organe.

Glaser bezeichnet sie als Außennieren; die von ihm ausgeführte chemische Analyse brachte ihn zur Überzeugung, daß »die Gegenwart von Harnstoff oder Homologen in dem wässerigen Auszug der *Fasciolaria* bewiesen ist« (S. 107). Er führt die Meinung eines anderen amerikanischen Forschers Osborn (1904) an, welcher folgendes sagt: "the physiological significance of this organ is indicated by its name. As usual with prosobranchs, the embryo develops inside an impervious capsule consequently it is of great importance that the washes from its developing tissues be kept out of contact with them. This is done by intracellular storage« (S. 115). Glaser erkennt die Richtigkeit dieser Behauptung an, doch meint er, daß die Außennieren nicht nur die Excrete anhäufen, sondern wenigstens teilweise und gegen das Ende der Entwicklung auch verarbeitetes Material ausscheiden (indem dieselben am Ende der Entwicklung kleiner werden). Doch hat die Meinung Osborns jedenfalls viel mehr Wahrscheinlichkeit für sich.

IV. Aus der Entwicklungsgeschichte der Spinnen (Araneina).

A. Literarische Angaben über die Entwicklung des Cöloms, des Herzens und der Rectalblase.

Die ältere Literatur wollen wir bei Seite lassen.

Nach Schimkewitsch (1886, S. 43—47) liegt das Mesoderm zunächst »in Form einer ununterbrochenen Schicht, die die Abdominalseite des Eies überzieht. »Im Stadium von fünf Segmenten ist das Mesoderm bei *Pholcus* und *Lycosa* in folgender Weise gelagert: in dem Kopf- bzw. Schwanzlappen sind die Mesodermzellen in zwei bis drei Schichten gelagert, unterhalb der Segmente aber meistensteils in einer einzigen Schicht; in den Zwischenräumen zwischen den Segmenten fehlt das Mesoderm überhaupt, so daß die Wandung des Embryos bloß aus Ectodermschichten besteht.« Das Mesoderm des sechsten Zoniten und des Schwanzlappens befinden sich in ununterbrochener Verbindung miteinander. Auf späteren Stadien mit einer größeren Zonitenzahl ist das Mesoderm des letzteren von denselben immer mit demjenigen des Schwanzlappens verbunden. Das Mesoderm ist zunächst in einer Reihe gelagert, später ordnet es sich in zwei Schichten. »Im Stadium von neun Zoniten mit fünf Thoracalextremitäten bietet das Mesoderm folgende Anordnung: im hinteren Teil des Kopflappens und in acht vorderen Segmenten ist dasselbe durch eine Medianrinne in zwei Längsbänder geteilt. In der Region der thoracalen bzw. der ersten abdominalen Zoniten weichen die beiden Mesodermschichten voneinander und begrenzen ein deutliches Cölom, welches

sich in den Thoracalteil des Embryos hineinstreckt.« »Im Stadium mit sechs thoracalen Extremitäten beginnt das Mesoderm der Thoraxzoniten längs der Körperseiten nach dem Rücken auszuwachsen, doch haben sich dabei die beiden Mesodermblätter in diesen Ausläufern so sehr aneinander genähert, daß das Cölom daselbst nur noch potentiell existiert. In den Abdominalzoniten kommt dieser Prozeß viel weniger scharf zum Vorschein. Einige Zellen keilen sich dabei in die Cölomhöhle ein, außerdem auch in die Höhle zwischen dem Ecto- und Entoderm, d. h. die Segmentationshöhle, wie es auf der Fig. 14 bei Balfour abgebildet ist, worauf aber der betreffende Autor nicht geachtet hat. Da ich die freien Mesodermzellen in den Höhlen von weiter entwickelten Embryonen und endlich im Herzen fand, so habe ich das Recht zu glauben, daß auf deren Kosten ein Teil der Blutkörperchen gebildet wird, Auf dem Stadium mit dreigliederigen vorderen Thoracalextremitäten ist das Mesoderm in den Thoraxzoniten in der Weise angeordnet, daß das Cölom gerade oberhalb der Basis derjenigen Extremität zu liegen kommt, in welche dasselbe in Form eines weiten Auswuchses bis zu deren distalem Ende sich fortsetzt. Außerdem begibt sich eine sehr schmale Aussackung des Cöloms längs der Körperseiten nach dem Rücken und eine ebenso schmale aber verhältnismäßig kurze Ausbuchtung verläuft längs der Seitenfläche des Körpers nach unten, ohne aber mit ihrem Abdominalende den äußeren Rand der ersten Anlage dieser Seite zu erreichen.

Das Mesoderm des Kopflappen ist durch eine Längsrinne vollständig in zwei Hälften getrennt. Auf demselben Stadium beginnt die Vereinigung einzelner Höhlen der Mesodermsegmente der rechten und linken Seite. Es vereinigen sich dieHöhlen der thoracalen Segmente und sogar die Höhle des letzten Thoracal- mit derjenigen des ersten Abdominalsegmentes, während die Höhlen der übrigen Abdominalsegmente vorläufig noch voneinander getrennt sind. Die die Dissepimente zusammensetzenden Zellen verwandeln sich in freie Mesodermzellen und gelangen in die Leibeshöhle, um Blutkörperchen zu bilden. Zu gleicher Zeit wird die Cölomhöhle mit großen, rundlichen Zellen mit schwach färbbarem Plasma ausgefüllt, in denen die Zellen des sekundären Entoderms leicht zu erkennen sind. Im Abdomen der *Lycosa saccata* füllen diese Zellen ursprünglich die gesamten Cölomhöhlen der Segmente aus. In bezug auf die Abstammung dieser Zellen von den Dotterzellen kann kein Zweifel existieren, sie werden mit gleicher Leichtigkeit an der Peripherie des Dotters und in den Cölomhöhlen beobachtet, wohin sie augenscheinlich durch das Darmmuskelblatt herausschlüpfen. Nach dem Verschwinden der Abdominalzooniten, d. h. wenn das Abdomen von außen jede Gliederung verloren hat, bietet das Mesoderm folgende Anordnung dar: im Abdomen treten die beiden Hälften der durch die Vereinigung sämtlicher Mesodermsomiten entstandenen Mesodermlamellen auf dem Rücken sehr nah aneinander; die Abdominalseite aber erscheint frei vom Mesodermüberzug, indem die untere Cölomaussackung die beiderseits des Abdomens liegenden Anlagen der Nervenstämme kaum bedeckt. Das Cölom streckt sich auch in die Höhle der Abdominalextremitäten ebenso, wie der Thoracalextremitäten hinein. Auf dem Rücken treten die Ränder des Hautmuskelblattes viel näher aneinander, als diejenigen des Darmmuskelblattes, und der die beiden Blätter vereinigende verticale Teil, welcher dem Dorsalmesenterium der Würmer entspricht, begrenzt eine nach dem Abdomen sich erweiternde Höhle — die künftige Herzhöhle. — Die Zellen dieses Abschnitts der Mesodermlamellen sind cylindrisch.

Im Cephalothorax vereinigen sich die Mesodermlamellen auf diesem Stadium sowohl auf der Abdominalseite, wie auch auf der Dorsalseite, während der Zwischenraum zwischen beiden Hälften des Dorsalmesenteriums zur Aortenhöhle wird. Nach hinten zu verengert sich das Herz und geht unmittelbar in die hintere Aorta über. Beide Aorten schließen sich früher, als das Herz selbst. Indem auf der Dorsalseite des Dotters, sowohl im Abdomen wie auch im Cephalothorax, sich ziemlich symmetrisch angeordnete Anhäufungen von Zellen des sekundären Entoderms befinden, so können diese letzteren leicht in die Herzhöhle hindurchschlüpfen; ich habe sie aber nie in die Aortenhöhle gelangen sehen. Endlich, in den späteren Stadien, bei der Annäherung der Nervenanlagen findet die Vereinigung (oder das Zusammenkommen) der abdominalen Mesodermlamellen auf der Abdominalseite, die, vorn beginnend, allmählich nach hinten fortschreitet; auf diese Weise schließt sich von unten her die Mesenterialhöhle.«

Über die Herzentwicklung spricht Schimkewitsch, außer dem oben dargelegten, noch folgendes: »Das Herz entsteht als eine Höhle zwischen beiden dorsalen Mesenterien bei der Vereinigung der Mesodermlamellen auf dem Rücken, wobei die Herzhöhle eine Zeitlang mit derjenigen des mit dem Dotter ausgefüllten Mitteldarms kommuniziert, da die beiden Hälften des Darmmuskelblattes später sich vereinigen, als diejenigen des Hautmuskelblattes.« »Beim Auseinandertreten beider Hälften des Darmmuskelblattes, d. h. bei der Schließung der Herzhöhle bleiben dessen Wände augenscheinlich mit dem Darm- bzw. Hautmuskelblatt in Verbindung. Die verbindenden zelligen Elemente bilden den Befestigungsapparat des Herzens. . . . In ziemlich späteren Stadien entstehen von der Herzwand hohle seitliche Ausläufer (Auswüchse), welche die Seitenarterien darstellen. . . Auf diese Weise ist die Herzhöhle der *Araneina*, als eine zwischen zwei Mesenterien eingeschlossene Höhle, eine Segmentationshöhle und das ursprüngliche Herz selbst liegt in der gemeinsamen Leibeshöhle (Cölom, sekundäre Leibeshöhle). Aber bei dem zum Ausschlüpfen aus dem Ei reifen Embryo vertieft sich das Herz bedeutend zwischen zwei Ausstülpungen des Mitteldarms, und das Darmmuskelblatt des letzteren spaltet sich in zwei Schichten, von denen die dem Herzen am nächsten liegende dasselbe umwächst und das Pericard bildet. Auf diese Weise erscheint die Pericardhöhle eigentlich als ein Rest der allgemeinen Leibeshöhle oder des Cöloms, während die das Pericard umgebende Lacune eine Höhle tertiären Ursprungs darstellt«(S. 53). Die Blutzellen entstehen aus den Zellen der zerfallenden Dissepimenten bzw. des Abdominalmesenteriums; außerdem aber trifft man im Herzen noch große Zellen des sekundären Entoderms, von denen schon früher, bei der Cölombeschreibung die Rede war und von denen Schimkewitsch im allgemeinen folgendes mitteilt:

»Bei *Lycosa* erscheinen die ersten Zellen des sekundären Entoderms auf dem Stadium mit ungegliederten Thoracalextremitäten: einige mit einem Kern versehene Plasmaabschnitte spalten sich von den mehrkernigen Dotterzellen ab und verwandeln sich in die in ihrem Aussehen sehr charakteristischen Zellen des sekundären Entoderms. Diesen Zellen fehlt augenscheinlich die Membran, doch erleidet ihr Plasma unter der Einwirkung von Chromsäure eine sehr charakteristische Veränderung: es wird geschrumpft und gefaltet. Wahrscheinlich wird das durch das Vorhandensein einer festeren peripheren Plasmaschicht bedingt. Das Plasma selbst färbt sich fast gar nicht. Ganz identische Zellen finden wir auch in den Cölomhöhlen, und deren Hindurchschlüpfen durch

das mesodermale Darmfaserblatt unterliegt keinem Zweifel, während ihr Eindringen in die Herzhöhle man auf den Präparaten beobachten kann. Außer der Blutkörperchenbildung, dienen diese Zellen auch als Material zur Bildung des Fettgewebes bzw. des Peritonealgewebes. Man trifft sie vor dem Herausschlüpfen zwischen den Organen des Cephalothorax, und sie bilden an denjenigen Stellen Anhäufungen, an denen beim Erwachsenen die rundlichen Fettkörper liegen. Außerdem begegnet man denselben zwischen den Einstülpungen (Einwüchsen) des Darmmuskelblattes, welches den Mitteldarm in Lappen einteilt, und hier bemerkt man auch manchmal deren reihenweise Anordnung (S. 72). In seiner französischen Arbeit (1885) sagt Schimkewitsch außerdem noch folgendes: «ces cellules se rencontrent dans la cavité du mésentérion et aussi dans les cavités coelomiques. Dans l'abdomen de la Lycose elles remplissent exclusivement les cavités coelomiques» (S. 545).

Die Rectalblase (poche stercorale) bildet sich nach Schimkewitsch aus der entodermalen Einstülpung des Proctodäums und aus demselben entstehen in Form von zwei seitlichen Blindsäcken die Malpighischen Gefäße.

Locy (1886) gibt wenig Material über die uns interessierenden Fragen. Das Mesoderm zerfällt in zwei Seitenstreifen, von denen ein jeder in hohle Somiten eingeteilt wird: "I am unable to determine from my specimens whether its division into successive blocks precedes or follows the appearance of the lumen." Das Herz bildet sich durch Verwachsen auf der Dorsalseite der Mesodermbänder aus dem von denselben umschlossenen Zwischenraum. Der Herzbildung geht das Auftreten von großen den Dotterzellen entstammenden Zellen voran: "they are abundant along the sides of the body, and about the oesophagus as well as in the dorsal region.' Die Rectalblase bildet sich als ein Auswuchs der Dorsalwand des Proctodäums. Die entodermale Anlage des Mitteldarms erscheint in Form eines unter der Rectalblase liegenden Schlauches, welcher sich vor derselben mit einer trichterförmigen Erweiterung nach dem Dotter öffnet (prestercorale tube); von diesem Schlauch gehen die Malpighischen Gefäße ab.

Morin (1888) gibt gute Zeichnungen der Entwicklung der Cölomhöhlen, seine Beschreibung ist aber ziemlich kurz und oberflächlich. Das Mesoderm liegt zunächst als eine ununterbrochene Schicht unter dem Ectoderm; dann zerfällt dasselbe, entsprechend der Körpersegmentierung, in einzelne Segmente, ordnet sich symmetrisch in zwei Bändern an und wird unter den Extremitätenanlagen mehrschichtig. »Bald treten in den verdickten Mesodermteilen je eine Spalte auf, welche die Anlagen der Leibeshöhle darstellen.« »Die Leibeshöhle verbreitert sich allmählich, indem sie hauptsächlich in die wachsende Extremität eindringt und sich teilweise nach der Abdominalseite des Embryos fortsetzt. Die dieselbe umgebenden Zellen lagern sich allmählich in eine Schicht platter linsenförmiger Zellen« (S. 36). Die Mesodermsomiten wachsen in der Richtung der Dorsalseite des Embryos, indem sie danach streben »sich mit ihren Enden auf der Rückenseite zu vereinigen«. Dabei bildet sich bei der Vereinigung der Somiten auf der Dorsalseite zwischen denselben das Herz, wie es Schimkewitsch beschrieben hat. Die Herzhöhle wird von den »peripheren Enden der Mesodermsomiten gebildet« (S. 62). »Auf einem späteren Stadium trennt sich das Herz von den Mesodermlamellen ab und erscheint aus einer dickeren Zellschicht zusammengesetzt; stellenweise kann man darin sogar zwei Schichten unterscheiden. Das umgebende Mesoderm liefert das Material zur Entwicklung der zur Befesti-

gung des Herzens dienenden Muskeln (flügelartige Muskeln).« Die Entwicklung des Pericards wurde nicht beobachtet. »Aus der angeführten Beschreibung der Herzentwicklung bei *Theridium maculatum* folgt, daß die Herzhöhle bei Spinnen einen Rest der primären Segmentationshöhle darstellt, die in dem dorsalen Mesenterium sich erhalten hat.« MORIN hat hauptsächlich zwei Formen — das *Theridium maculatum* und *Pholcus phalangoides* untersucht; irgendwelche wesentliche Unterschiede zwischen denselben wurden nicht konstatiert.

Von den großen Zellen, die SCHIMKEWITSCH unter dem Namen der Zellen des »sekundären Entoderms« beschrieben hat, sagt MORIN folgendes (S. 39). »Auf der Fig. 22, Taf. II, fallen sofort große runde Zellen mit scharfen runden Umrissen auf, die beiderseits des Embryos über dem Dotter und unmittelbar unter den platten Ectodermzellen liegen. Im frischen, unbearbeiteten Zustande erscheint das Protoplasma dieser Zellen sehr dunkel, grobkörnig und in deren Mitte findet sich ein großer, runder, heller, mit einem Kernkörperchen versehener Kern, welcher sich sehr intensiv färbt. Solche Zellen werden viel früher beobachtet, und bei *Theridium maculatum* habe ich sie zum ersten Mal in jenem Stadium beobachtet, in dem die Leibeshöhle sich zu entwickeln beginnt. Sie besitzen bereits zu dieser Zeit die sämtlichen erwähnten Eigenschaften und liegen ebenfalls beiderseits des Embryonalstreifens, unterhalb des Blastoderms, in der Nähe der sich bildenden Mesodermsomiten. Ihre Zahl ist zunächst sehr beschränkt, dann aber vermehren sie sich und verbreitern sich allmählich nach den Seitenflächen bzw. nach dem Rücken des Embryos. Diese Zellen befinden sich gewöhnlich außerhalb des Embryonalstreifens unter den platten Blastodermzellen und bilden auf dem auf der Fig. 22, Taf. II, abgebildeten Stadium eine fast ununterbrochene Schicht, die auf den von dem Embryonalstreifen frei gelassenen Seitenflächen liegt, während dieser letztere dann mit seinen Enden auf der Rücken-(Dorsal-)seite fast zusammenstößt. Zuletzt, wenn beide Hälften des Embryonalstreifens nach der Dorsalseite zu wachsen anfangen, werden diese Zellen auch unter demselben getroffen.« »Das weitere Schicksal dieser Zellen kann leicht verfolgt werden; dieselben werden zu Blutkörperchen, welche sowohl in die Herzhöhle, wie auch in die Zwischenräume zwischen sämtlichen Organen gelangen. Was aber deren Ursprungsweise anbetrifft, so kann man bei denjenigen Formen, bei denen der Cumulus primitivus (*Pholcus*, *Drassus*) vorhanden ist, leicht beobachten, wie mesodermale, ihrem Aussehen nach den soeben beschriebenen vollkommen ähnliche Zellen des Cumulus primitivus, nachdem dieser letztere nach der Dorsalseite übergetreten ist, unter dem Blastoderm auf der Dotteroberfläche vom Rücken nach den Seitenflächen des Embryos überwandern und zuletzt sich in Blutkörperchen umwandeln. Auf diese Weise wird bei letzteren Formen das Material für die Blutkörperchen durch die Zellen des Cumulus geliefert. Bei *Theridium maculatum* aber fehlt der Cumulus und, wie ich oben angedeutet habe, trifft man ähnliche Elemente auf früheren Stadien weder auf dem Rücken, noch an den Seiten des Embryos. Nach den Beschreibungen der vorhin erwähnten Autoren, BALFOUR, SCHIMKEWITSCH, W. A. LOCY, welche die beschriebenen Elemente bei den Spinnen auf mehr vorgerückten Stadien beobachteten, entstehen dieselben aus den aus dem Dotter herauskriechenden Entodermzellen. Ich habe keine Gelegenheit gehabt solche Stadien zu beobachten, aus denen ich mich überzeugen könnte, daß ein derartiger Prozeß des Herauskriechens von Entodermzellen aus dem Dotter tatsächlich stattfindet. Andrerseits habe ich während des Auftretens

solcher Zellen bei dem *Theridium maculatum*, zur Zeit der Leibeshöhlenbildung, an den Seitenrändern der sich gestaltenden Mesodermsomiten isolierte Mesodermzellen beobachtet, welche von der Gesamtmasse der Mesodermsomiten sich abzutrennen und in den Zwischenraum zwischen dem Dotter und den platten Blastodermzellen zu entweichen schienen, indem sie sich vergrößerten und kugelige Form annahmen. Es ist sehr möglich, daß dieser Prozeß in der Tat existiert und der Blutkörperchenbildung als Ursprung dient« (S. 41).

Morin kehrt bei der Besprechung der Herzbildung zu diesen Zellen zurück. »In dem Maße, wie die Mesodermsomiten wachsen, häufen sich diese runden Zellen immer mehr an der Rückenseite an und bilden zuletzt in der Medianlinie derselben einen dichten Stamm aus runden Zellen, gegen welchen sich die Dorsalenden der Mesodermlamellen stützen« . . . »Auf diese Weise sind die Blutzellen in der durch die peripheren Enden der Mesodermsomiten gebildeten Herzhöhle erschienen. . . .« »Die Blutzellen beginnen sich innerhalb der Herzhöhle zu vermehren, die einen davon werden kleiner, die andern aber bleiben größer.« (S. 62). »Die Blutzellen innerhalb der Herzhöhle vermehren sich stark und werden kleiner, doch behält deren gewisser Teil seine ursprüngliche bedeutende Größe bei. Der übrige, in die Herzhöhle während deren Entwicklung nicht eingedrungene Blutkörperchenteil gelangt in die Leibeshöhle zwischen dem somatischen und splanchnischen Blatt durch besondere Einrisse in dem letzteren, weil nach der Herzbildung die Segmentation und die Ununterbrochenheit des Mesoderms dem definitiven Bau desselben Platz macht. In den bei dem *Pholcus* aus den Zellen des *Cumulus primitivus* entstandenen Zellen trifft man bedeutende Dottereinschlüsse oder massenhaft ziemlich große Vacuolen.

Auf diese Weise stellen nach Morin diejenigen großen Zellen, welche Schimkewitsch unter dem Namen der Zellen des sekundären Entoderms beschreibt und aus denen, nach seiner Meinung, ein Teil der Blutkörperchen sich entwickelt, sowie außerdem das Fett- und Peritonealgewebe, spezielle mesodermale Elemente dar, aus denen ausschließlich die Blutzellen sich entwickeln.

Die Rectalblase (poche stercorale) bildet sich als eine Ausweitung des Hinterdarms (des Proctodäum); die Malpighischen Gefäße (bei der *Lycosa* und bei dem *Pholcus*) entstehen aus zwei Aussackungen der »poche stercorale«, sind folglich entodermaler Herkunft; »sie wachsen in zwei sehr feine, lange Röhrchen aus, die beiderseits des Mitteldarms gelegen sind«.

Kishinoye (1891) schildert die Bildung der mesodermalen Somiten bzw. der Cölomhöhlen ebenso, wie Schimkewitsch und Morin. Er beschreibt ebenfalls die großen Zellen beim Embryo, die er für die Fettzellen hält: "they are very easily recognised by their large size and the peripherally situated nuclei their central portion being filled with fat. Undoubtedly they are nourishing cells, wandering every where, and some of them are changed into blood corpuscles." Er neigt sich zu der Meinung von Schimkewitsch über deren Abstammung aus dem Entoderm. Die Herzentwicklung beschreibt er in gleicher Weise, wie die genannten Autoren. Aber auf eine ganz verschiedene Art schildert er die Bildung der Rectalblase. Seiner Meinung nach bildet sich letztere keineswegs aus einer Erweiterung des blinden Endes des Proctodäums, sondern die unpaarige Cölomhöhle des Schwanzlappens wird in dieselbe umgewandelt: "this unpaired cavity is transformed into the so-called stercoral pocket (Rectalblase, Cloake) of the adult spider. Hence the stercoral pocket does not arise from the swelling of the

internal end of the proctodaeum, as has been supposed by other authors. This organ is purely mesodermic in origin and nothing more than a remnant of coelomic cavities." Das Proctodäum tritt später in eine Kommunikation mit derselben; dabei ist das Proctodäum von innen mit einer Cuticula ausgekleidet, welche der Rectalblase fehlt, — was nach seiner Meinung deren unabhängige Herkunft bestätigen soll. Die Ursprungsweise der Malpighischen Gefäße ist unaufgeklärt geblieben; nach der Ansicht des Verfassers bilden sich dieselben weder aus dem Proctodäum, noch aus den Aussackungen der Rectalblase; wahrscheinlich entstehen dieselben aus den mesodermalen Zellen der Abdominalsomiten, sie treten in Form eines Paares dichter Bänder von Mesodermzellen auf.

In einem späteren Artikel betrachtet Kishinoye (1894) mit besonderer Ausführlichkeit die Bildung bzw. das Schicksal der Cölomhöhlen. Im Stadium der stärksten Krümmung des Embryos nach der Dorsalseite (die größte Umwachsung des Eies) erlangen die Mesodermsomiten ihre größte Entwicklung im Abdomen: "in the abdomen the growth of the mesodermic somites, except that of the first abdominal segment, is enormous, extending rapidly towards the dorsal median line. Thus in the abdomen, the dorsal portion of the coelomic cavities develops rapidly, while their ventral portion as well as the portion which enters into the appendage remains only slightly developed. In the cephalothorax on the contrary the portion of the coelomic cavities which enters into the appendage develops rapidly, while their ventral and dorsal portions remain undeveloped (S. 290)."

Die unpaarige Höhle im Mesoderm des Schwanzlappens bildet sich später als es in der ersten Arbeit geschildert wurde. "A cavity is produced in the mesoderm of the tail lobe. It is unpaired. The unpaired cavity thus made cannot be conceived otherwise than as a homologues of the cölomic cavity. Though the cavity is certainly not formed by an invagination, I thought that the cells in the tail lobe might be produced by the proliferation of the ectoderm. But I found that the cells enclosing the unpaired cavity are the remnant of the mesoderm cells, which gave rise to the mesodermic somites of many preceding segments and that they are entirely separate from the ectoderm. Previous authors who have studied the development of the spider, overlooked this cavity in the mesoderm of the caudal lobe, and observing the stage at which the unpaired cavity communicates with the proctodaeum consider the former as a portion of the latter. If the cells enclosing the unpaired cavity are ectodermic in origin, the numerous mesoderm cells in the caudal lobe must disappear all at once, as there are no cells in the lobes except those surrounding the last fused pair of coelomic cavities. But the disappearance of many cells at once is quite impossible." Etwas ausführlicher bleibt der Verfasser bei der Frage stehen, in welcher Weise die Vereinigung (Verschmelzung) bzw. Zerstörung der Cölomhöhle zustandekommt, die "degenerate and disappear": "the great portion of the cölomic cavities of the four ambulatory appendages degenerates, the mesoderm cells forming their wall becoming gradually changed into muscles." Es verschmelzen und gehen zugrunde auch die Cölomhöhlen des Abdomen, und infolgedessen, wenn der Embryo seinen definitiven Bau erreicht, "the coelomic cavities undergo great changes. In the cephalothorax, they all disappear, except the small portions at the outer bases of the first to third ambulatory legs. These remnants fuse together and form the coxal gland. The lumen of the coelomic cavity of the gland is so small

at this stage, that the gland seems almost solid. In the abdomen also all the coelomic cavities disappear except the unpaired one in the caudal lobe, which, inexplicable as it may seem, remains as the stercoral pocket . . ." (S. 294).

. . . Das Proctodäum tritt erst später mit ihr in Verbindung; dabei ist es von innen von einer Cuticula bekleidet, während letztere in der Rectalblase fehlt, was, seiner Meinung nach, die von Proctodäum unabhängige Entstehung der Rectalblase bestätigt. Die Entstehung der Malpighischen Gefäße ist unaufgeklärt geblieben. Des Verfassers Meinung ist die, daß die Gefäße weder aus dem Proctodäum, noch aus den Auswüchsen der Rectalblase entstehen. Wahrscheinlich werden sie aus den mesodermalen Zellen der Abdominalsomiten gebildet, die Gefäße treten zuerst als ein Paar von festen Mesodermstreifen auf. In einer späteren Arbeit von Kishinoye (1894) werden die Cölomhöhlenbildung und deren Bestimmung ausführlich behandelt. Im Stadium der größten Krümmung des Embryos auf die dorsale Seite (wenn das Ei vom Embryo am stärksten umwachsen ist) sind die Mesodermalsomiten des Abdomens am besten entwickelt: "in the abdomen, the growth of the mesodermic somites, except that of the first abdominal segment, is enormous, extending rapidly towards the dorsal median line. Thus, in the abdomen, the dorsal portion of the coelomic cavities develops rapidly, whith their ventral portion as well as the portion which enters into the appendage remains only slightly developed. In the cephalothorax, on the contrary, the portion of the coelomic cavities which enters into the appendage develops rapidly, while their ventral and dorsal portions remain undeveloped" (S. 290). Die unpaarige Höhle im Mesoderm des Schwanzlappens wird, im Vergleich mit den Angaben der ersten Arbeit, später gebildet. "A cavity is produced in the tail lobe. It is unpaired. The unpaired cavity thus made cannot be conceived otherwise than as a homologue of the coelomic cavity. Though the cavity is certainly not formed by an invagination, I thought that the cells in the tail lobe might be produced by the proliferation of the ectoderm. But I found that the cells enclosing the unpaired cavity are the remnant of the mesoderm cells which gave rise to the mesodermic somites of many preceeding segments and that they are entirely separate from the ectoderm. Previous authors who have studied the development of the spider, overlooked this cavity in the mesoderm of the caudal lobe, and observing the stage at which the unpaired cavity communicates with the proctodaeum, consider the former as a portion of the latter. If the cells enclosing the unpaired cavity are ectodermic in origin, the numerous mesoderm cells in the caudal lobe must disappear all at once, as there are no cells in the lobe except those surrounding the last fused pair of coelomic cavities. But the disappearance of many cells ot once is quite impossible." Etwas ausführlicher behandelt der Verfasser, in welcher Weise die Fusion und die Zerstörung der Cölomhöhlen, welche "degenerate and disappear" verläuft. "the greater portion of the coelomic cavities of the four ambulatory appendages degenerates, the mesoderm cells forming their wall becoming gradually changed into muscles". Auch im Abdomen findet die Fusion und Zerstörung der Cölomhöhlen statt, so daß zu der Zeit, wo der Embryo seine definitive Struktur erhält "the coelomic cavities undergo great changes. In the cephalothorax, they all disappear, except the small portions at the outer bases of the first to third ambulatory legs. These remnants fuse together and form the coxal gland. The lumen or the coelomic cavity of the gland is so small at this stage, that the gland seems almost solid.

In the abdomen also all the coelomic cavities disappear except the unpaired one in the caudal lobe, which, inexplicable as it may seem, remains as the stercoral pocket . . ." (S. 294). SCHIMKEWITSCH (1898; vgl. auch seine deutsche Arbeit über *Thelyphonus*) ändert in seiner späteren Arbeit wesentlich seine ursprüngliche Ausführung. — Soviel ich verstehe, sieht er die sogenannten Zellen des sekundären Entoderms als mesodermale Phagocyten an. »Diese Phagocyten können überall wo das Mesoderm den Dotter berührt entstehen . . ." »Die dem Dotter angrenzenden Zellen des Mesoderms werden größer, das Plasma wird heller; es werden von solchen Zellen Dotterstücke verschlungen. Neue Zellen kommen auf die Oberfläche des Mesoderms hervor, während die älteren in die Tiefe verdrängt werden. Von hier aus, von dieser mesodermalen Masse, der Hauptquelle der Phagocytenbildung, wandern die Zellen die dorsale Medianlinie entlang und verteilen sich im ganzen Körper.« SCHIMKEWITSCH unterscheidet besondere entodermale Anlagen, deren Zellen sich von den Dotterzellen unterscheiden (Vitellophagen) und von denen, seiner Meinung nach, das Epithel des Mitteldarms und der Leberlappen stammt. Aus der hinteren Entodermanlage entstehen auch die MALPIGHIschen Gefäße und die Cloakalblase. »Also hatte KISHINOYE vollkommen Recht, indem er behauptete, daß die Cloakalblase sich aus dem Ectoderm entwickelt und daß bloß ein kleiner Teil des Enddarms ectodermalen Ursprunges ist, er hatte aber in seiner Behauptung, daß die Blase mesodermalen Ursprungs sei, nicht recht."

In den späteren Arbeiten über die Embryologie der Spinnen — von PAPPENHEIM (1903), STRAND (1905), WALLSTABE (1908) — werden die betreffenden Fragen nicht erörtert, oder sie werden erwähnt, ohne daß dadurch viel Neues gegeben wird. — Einiges aus diesen Arbeiten wird später zitiert werden.

MONTGOMERY, dessen Arbeit im Juli 1909 erschienen ist, zur Zeit als meine Untersuchungen schon fast zu Ende gebracht waren, trägt wenig zur Aufklärung der Frage über die Cölomhöhlen bei. Er schreibt den Kopflappen (da, wo sie den rostralen Fortsätzen entsprechen) sowie auch allen Segmenten des Cephalothorax je ein Paar Mesodermsegmente zu; dabei steht die Cölomhöhle in letzteren, weder in der Längs-, noch in der Querrichtung miteinander in Verbindung ("they are discontinuous transversally and longitudinally"); später findet die Fusion der Höhlen einer jeden Seite statt. In einem jeden Segment des Abdomens wird auch je ein paar Somiten gebildet, welche später auch zum Teil in der Länge miteinander verschmelzen.

Die von SCHIMKEWITSCH, MORIN, LOCY beschriebenen großen Zellen hält MONTGOMERY für Blutzellen, schreibt ihnen aber einen ectodermalen Ursprung zu (sie sollen aus den »extraembryonic blastoderm" entstehen). Seine Zeichnungen sind höchst unbefriedigend. Diese großen Blutzellen liegen zuerst unter dem Blastoderm; dann treten sie in den Körper des Embryos ein und kommen zwischen letzterem und dem Dotter zu liegen. "But occasionnally some occur within the mesoblast or even the coelom." Das Herz wird im Zwischenraum zwischen den Dorsalrändern der Cölomhöhlen, deren Wände (splanchnic mesoblast) zur Bildung der Herzwand dienen — gebildet. Es befinden sich innerhalb des Herzens sowohl kleine Zellen unbekannter Herkunft ("there seems to be no evidence of mesoblastic origin") und große Zellen (ectodermalen Ursprungs). "Most of these larger cells are new, as before, archicoelic in position, placed between the yolk and the splanchnic mesoblast or between the ectoblast and the somatic mesoblast.

But occasionnally they are found within the coelom, . . . this is not surprising, for the mesoblast is discontinuous at many points and at any one of then a blood cell could pass from the archicoel into the coelom." In diesen großen Blutzellen findet das Austreten des Chromatins in das Protoplasma "to compose coarse chromidia" statt.

Purcell (1909) erwähnt die hier aufgeworfenen Fragen nicht, gibt aber ausgezeichnete Zeichnungen einiger Stadien der Embryonalentwicklung.

Meine Arbeit war schon vollständig fertig, als im Dezember 1909 Kautschs Arbeit und im Mai 1910 seine vorläufige Mitteilung erschienen. Kautsch studierte die Entwicklung von *Agelena labyrinthica* Clerck. Nach seiner Auffassung, stammen die Zellen des »sekundären Entoderms« von den Dotterzellen ab und werden von Kautsch »freie Dotterzellen« genannt. Sie werden in frühen Entwicklungsstadien auf der dorsalen Seite des Embryos, zwischen Kopf- und Schwanzlappen, und auf seinen Seiten als ein ununterbrochener Zellstreifen unter dem Ectoderm gebildet. Dieser Streifen gibt später den Ursprung einer großen Zahl freier Dotterzellen, welche sich später in der Richtung des Embryonalstreifens weiter verbreiten. Diese freien Dotterzellen dienen teilweise zur Verdauung des Dotters, teilweise aber geben sie den Ursprung andrer kleiner Zellen (Blutzellen); überhaupt beteiligen sie sich am Körperbau des Embryos, indem sie als Bestandteile der Cölomhöhlenwände erscheinen: »nach meinen Präparaten erscheint es mir nicht zweifelhaft, daß im Bereich der dorsalen Abdominalsegmente fortgesetzt solche Dotterzellen in die Wandung der Cölomsäcke eindringen werden und so zu deren weiterem Wachstum beitragen« (S. 523). Über die Degenerationsveränderungen dieser Zellen teilt der Verfasser nichts mit. Er führt auch einige Angaben über Herzentwicklung und bestätigt im ganzen die Ansichten früherer Autoren. In der kleineren Arbeit, die im Zoologischen Anzeiger erschienen ist, werden vom Verfasser einige Angaben über die Entwicklung des Darmes (die Rectalblasenanlage kommt im hinteren Ende des Abdomens als ein Zellstreifen zum Vorschein; aus dem letzteren wird eine offene, dem Dotter zugekehrte Tasche gebildet, welche zwischen den beiden Cölomhöhlen des Caudallappens liegt), der Gonaden, der Lungen, und andrer Organe mitgeteilt, »der zweite abdominale Cölomsack jeder Seite . . . wandelt sich in den Ausführungsgang um . . .«

B. Cölom und das Herz.

Zur Zeit der Bildung des Mesoderms und des Zerfalls in Segmente (Mesodermalsomiten) bei den Spinnen haben die Cölomhöhlen einen bedeutenden Entwicklungsgrad erlangt und sind außerordentlich klar ausgesprochen. Balfour hat bereits eine befriedigende Abbildung davon gegeben (Korschelt u. Heider, II, S. 613, Fig. 386). Die Cölomhöhlen sind von einer Reihe von Autoren, die in letzterer Zeit die Embryologie der Spinnen bearbeitet haben, beschrieben worden — und zwar von Schimkewitsch (1885, 1886), Morin (1883), Locy (1886), Kischinoye (1891). Neulich ist eine kleinere Arbeit speziell über die Bildung der Cölomhöhlen bei den Spinnen von Wallstabe (1908)

erschienen. Zu den näher besprochenen Angaben, dieses Autors kann ich noch folgendes hinzufügen.

Nach den übereinstimmenden Angaben von MORIN, LOCY und SCHIMKEWITSCH (vgl. auch die Abbildungen in PAPPENHEIMS (1903) Arbeit, sowie auch diejenige von WALLSTABE), findet die Bildung der Cölomhöhlen gleichzeitig mit der Segmentierung des Embryos statt. In der Zeit bilden die Mesodermzellen zwei Längsstreifen, die unter dem Ectoderm liegen, bei der Segmentierung des Körpers bilden sich in den Segmenten selber kleine Anhäufungen von Mesodermzellen (die zwischen Ectoderm und Dotter liegen). Zwischen den Segmenten sind keine mesodermale Elemente zu finden, der Körper des Embryos besteht da aus einer einzigen Schicht ectodermaler Zellen. Unmittelbar darauf, in einem noch sehr frühen Stadium beginnt in den Haufen der Mesodermzellen eine immer mehr sich erweiternde Spalte zum Vorschein zu kommen.

Wie wir gesehen haben wird die einschichtige Platte von Mesodermzellen bei *Blatta* durch das Umbiegen der Bänder der Platte in eine geschlossene Cölomblase umgewandelt. In derselben Weise geht nach SCHIMKEWITSCH das Schließen der Cölomhöhlen im Cephalothorax bei *Thelyphonus* (1906) vor sich. Bei den Spinnen dagegen werden, wie in den meisten Fällen die Cölomhöhlen durch Entstehung einer Spalte in dichten Zellgruppen gebildet. Es entsteht also in jedem Körpersegment (KORSCHELT u. HEIDER, II) zuerst je ein Cölomblasenpaar. Diese Blasen wachsen sehr schnell an, so daß sie zur Zeit der Bildung der Gliedmaßenanlagen eine bedeutende Größe erreichen.

BALFOUR hatte schon darauf hingewiesen, daß bei den Spinnen (ebenso wie bei *Blatta*) die Cölomhöhlen in die sich entwickelnden Gliedmaßenanlagen (wie in die Gliedmaßen des Cephalothorax, so auch in die Abdominalgliedmaßen) dieselben vollkommen ausfüllend, hineindringen.

In einem vollkommenen Entwicklungsstadium stellen die Cölomsäcke Blasen von unregelmäßiger Form dar, die zwischen Ectoderm und Dotter paarweise in den Segmenten liegen; die Wände der Cölomsäcke bestehen aus einer Schicht mesodermaler Zellen, welche an den Stellen, da wo der Sack dem Ectoderm dicht anliegt, den Charakter eines gewöhnlichen, mäßig hohen Cylinderepithels annehmen; die an den Dotter angrenzenden Zellen jedoch bestehen aus viel flacheren ausgezogenen Zellen. (Darauf hat WALLSTABE hingewiesen; siehe auch die typische Abbildung bei KAUTSCH [1909], Taf. XXIV, Fig. 35).

Diese einschichtige Blase ist von einer wässerigen Flüssigkeit

gefüllt und weist, wie es scheint, einen starken Turgor auf. Durch den Druck der in ihr enthaltenen Flüssigkeit wird die Blase an die sie berührenden Teile des embryonalen Körpers, den Dotter und das Ectoderm fest angedrückt. Da, wo das Ectoderm Ausstülpungen bildet, die zur Bildung der gegliederten Extremitäten dienen, dringen die Cölomsäcke in diese Ausstülpungen hinein; dabei schließen sich die Wände der Säcke den ectodermalen Wänden des Embryos dicht an.

Im Abdomen, in dem die rudimentären Gliedmaßenanlagen keine bedeutenden Dimensionen erreichen, erreichen auch die Cölomhöhlen nicht den Grad der Entwicklung, den die Cölomhöhlen des Cephalothorax zeigen; sie nehmen die Form linsenförmiger Säcke an, welche von den an sie dicht angrenzenden Zellen zusammengepreßt und in die freien Zwischenräume von letzteren eingekeilt werden.

Nicht das ganze Mesoderm jedoch, dient zur Bildung der Cölomsäcke: Die Cölomwand ist vom übrigen Mesoderm schar fabgesondert und besteht aus einer Schicht Epithelialzellen; zwischen den Cölomhöhlen aber, sowie auch stellenweise zwischen den letzteren und dem Dotter bleibt eine bedeutende Anzahl Mesodermzellen erhalten, die an der Bildung der Cölomwände nicht teilnehmen. Wie es scheint wächst sogar die Zahl dieser Zellen.

Es differenzieren sich aus diesen Mesodermzellen 1) die Blutzellen; 2) die den Dotter umgebenden, die mesodermale Hülle des Darmes bildenden Zellen; 3) eigenartige große Zellen, welche Morin irrtümlicherweise als Blutzellen auffaßt; Schimkewitsch nennt sie anfangs »Zellen des sekundären Entoderms«, später »Mesodermalphagocyten«, Montgomery hält sie gleichfalls für Blutzellen und Kautsch nennt sie »freie Dotterzellen«. Ich werde ihnen die indifferente Benennung »Macrocyten« — große Zellen — geben. Ohne Zweifel sind diese Zellen zur Zeit der Embryonalentwicklung der Spinnen von großer physiologischer Bedeutung; deswegen werde ich ihrer Untersuchung ein besonderes Kapitel widmen. — Es unterliegt keinem Zweifel, daß auch andre anatomische Elemente des Spinnenkörpers aus diesen an der Bildung der Cölomwände sich nicht beteiligenden Mesodermzellen entstehen (z. B. das sogenannte »Zwischengewebe«, welches die Darm- »Leber«lappen umlagert). Mit dem Studium der Entwicklung derselben habe ich mich bis jetzt aber nicht beschäftigt. Ich will nur betonen, daß bloß ein Teil des Mesoderms zur Bildung der Cölomsäcke dient und daß die letzteren vollständig das Aussehen von »Organen« eigenartiger Gebilde in Form von mit einer wässerigen Flüssigkeit erfüllten Blasen, deren Wände aus einem einschichtigen Epithel

bestehen, annehmen. Die mesodermale Hülle des Darmes wird aus den dem Dotter anliegenden einzelnen Mesodermzellen gebildet; die innere Wand der Cölomhöhlen ist daran nicht beteiligt, es kann also von einem »splanchnischen Blatt« nicht die Rede sein (SCHIMKEWITSCH).

Die Höhle der Cölomblasen ist mit einer wässerigen Flüssigkeit angefüllt; es befinden sich innerhalb der Höhle keinerlei Zellelemente. Die Angaben von SCHIMKEWITSCH und MONTGOMERY, daß Zellen des »sekundären Ectoderms« in die Höhlen der Somiten hineinschlüpfen, sind irrig. Wie wir später sehen werden, liegen die Macrocyten immer außerhalb der Cölomhöhlen. Sieht man auch in den Präparaten Zellen, die dem Anschein nach innerhalb der Cölomhöhlen liegen, so ist dieser Umstand immer auf eine Translokation zurückzuführen; welche entweder als Resultat eines unregelmäßigen Druckes, einer Schrumpfung der Blasenwände bei der Behandlung, oder der Schnittrichtung, bei der die Zellen der Wände tangentiell getroffen wurden, aufzufassen. — Bei richtig geführten Schnitten, auf unbeschädigten Präparaten bekommt man nie Zellen innerhalb der Cölomhöhlen zu sehen; ebensowenig ist ein Niederschlag des Inhalts der Cölomsäcke je beobachtet worden. Offenbar stellt der Inhalt eine wässerige Flüssigkeit dar.

Vollständig irrtümlich ist die Behauptung KAUTSCHS, daß die Macrocyten (freie Dotterzellen) in die Wand der Cölomsäcke hineingezogen werden, wodurch das Wachsen der letzteren gefördert wird.

Ich habe keinerlei Beziehung der Cölomhöhlen zur Entwicklung der Gonaden feststellen können (siehe STRAND (1905], JAWOROWSKI [1895], KAUTSCH [1909], PURCELL [1909]), jedoch habe ich dieser Frage keine spezielle Aufmerksamkeit geschenkt.

Nach SCHIMKEWITSCHS Angaben verschmelzen nach und nach die Höhlen der mesodermalen Somiten in der Längsrichtung miteinander; dabei werden die Zellen, »aus denen die «Dissipimente» bestanden, zu freien Mesodermzellen, welche in die Leibeshöhle gelangen, um dort Blutzellen zu bilden.«

Augenscheinlich gibt auch MORIN die Fusion der Mesodermalhöhlen in der Längsrichtung zu. Offenbar sind diese beiden Verfasser der Ansicht, daß aus den Cölomhöhlen die definitive Leibeshöhle entsteht. In ihrem Lehrbuch (II, S. 617) sagen KORSCHELT und HEIDER folgendes über das Schicksal der Cölomhöhlen und die Bildung der Leibeshöhle. »So viel ist aber sicher, daß die Ursegmente noch in ziemlich vorgeschrittenen Stadien der Entwicklung eine bedeutende Ausdehnung besitzen. Zwischen ihrem somatischen und splanchnischen Blatt ist ein ziemlich umfangreicher Hohlraum vorhanden,

von welchem wir annehmen müssen, daß er bei eintretender Vereinigung der Segmenthöhlen direkt in die definitive Leibeshöhle übergeht. Freilich dürfte wohl auch hier nicht die Leibeshöhle bis zuletzt das Cölomepithel bewahren, sondern schließlich zerfällt die Wand der Ursegmente ebenfalls, indem sie Muskulatur- und Bindegewebselemente liefert, so daß zuletzt auch bei den Arachnoiden ein ähnlicher Zustand eintritt wie er bereits auf weit früheren Entwicklungsstadien von den Crustaceen, Myriapoden und Insekten erreicht wird.« (Das heißt — Zerstörung des Cöloms, Bildung des Pseudocöls.) WALLSTABE beschreibt die Fusion des Kopfcöloms mit dem Cölomsack desjenigen Segmentes, welcher die Cheliceren trägt, sagt aber nichts über die Vereinigung der übrigen Cölomblasen miteinander.

Nach MONTGOMERY verschmelzen die abdominalen Cölomsäcke jeder Seite der Länge nach; dasselbe findet später im Thorax statt.

KAUTSCH erwähnt nichts über die Fusion der Cölomhöhlen; in seiner zweiten Arbeit (1910) finden wir folgende Angaben: die Muskulatur des Abdomens »läßt sich zum Teil von dem somatischen Blatt des Mesoderms ableiten«; die Gonaden werden in den Cölomsäcken gebildet: »anfangs liegen also die Keimzellen zwischen (sic) dem somatischen und dem splanchnischen Blatt des Mesoderms; bei der Umbildung des somatischen Blattes zur abdominalen Längsmuskulatur trennen sie sich von ihm und kommen weiter ins Innere an die ventrale Dottergrenze zu liegen. Sie sind infolgedessen jetzt nur auf ihrer Dorsalseite nach dem Dotter zu, von einer Hülle umgeben, dem früheren splanchnischen Blatt« (S. 697). »Der zweite abdominale Cölomsack jeder Seite enthält keine Keimzellen, sondern wandelt sich in den Ausführungsgang um, der also mesodermal ist und seiner Bildung nach vollkommen den Coxaldrüsen der verschiedenen Arachnoideen entspricht« (S. 698). Aus dem letzteren wird ersichtlich, daß KAUTSCH keinesfalls die Fusion aller Cölomhöhlen in eine »Leibeshöhle« zugibt.

Im allgemeinen sind bei allen Autoren sehr unbestimmte Angaben über die Frage der Fusion und des weiteren Schicksals der Cölomsäcke überhaupt zu finden. Auf die Frage, in welchem Grade die Cölomhöhlen der Länge nach miteinander verschmelzen, kann auch ich keine kategorische Antwort geben. Die Lösung der Frage wird durch die Form des Embryos sehr erschwert; erstens dank seiner Krümmung, und zweitens dank dem Divergieren der beiden Hälften des Embryonalstreifens auf der ventralen Seite. Die Krümmung des Embryos macht es unmöglich, eine Serie weder streng transversaler, noch streng frontaler Schnitte durch den ganzen Embryo zu bekommen. Es wird immer der

eine Teil des Embryo in transversale Schnitte, der andre — in frontale Schnitte zerlegt sein. Dank dem seitlichen Divergieren beider Hälften des Embryonalstreifens, ist es auch unmöglich Serien von streng sagittalen Schnitten zu bekommen. Darum ist das topographische Studium des Embryos in seinem mittleren Entwicklungsstadium sehr erschwert. Äußerst erschwert wird auch dadurch das Studium der Dorsalseitenbildung. Auf einigen Zeichnungen SCHIMKEWITSCHS, bei dem die Abbildungen überhaupt nicht genau und schematisiert sind, wie auch auf einigen Zeichnungen MORINS ist es nicht klar zu ersehen, ob transversale oder frontale Schnitte abgebildet worden sind.

Eins kann man jedoch, wie es mir scheint, mit großer Gewißheit sagen: daß nämlich keine Fusion der Cölomhöhlen mit den sich außerhalb ihr bildenden Bluthöhlen, keine »Zerstörung« der Cölomwände — deren Dyalyse (LANG) — stattfindet. Die Cölomhöhlen verschwinden, werden obliteriert, vermischen sich aber nie mit den Bluträumen. Ich habe den Werdegang eines jeden Cölomsackes im Besonderen nicht verfolgt; in den Extremitäten aber — gerade da, wo die Cölomhöhlen am besten ausgeprägt sind — kann man das Schicksal der letzteren gut verfolgen. Zuerst stellen sie breite, in die entsprechende Gliedmaßenanlage hineinragende, Ausbuchtungen des Cölomsackes des gegebenen Thoracalsegments dar. Während des Wachstums der Extremitäten erhalten diese Ausbuchtungen das Aussehen eines abgeplatteten Cylinders, dessen Wände aber vollkommen intakt bleiben. Allmählich verengern sich diese Cylinder, so daß die Höhle am Ende vollständig verschwindet; dann beginnt erst die Verwandlung der Zellen ihrer Wände in Muskelstränge. Auf diese Weise verschwindet der flüssige Inhalt der im Fuß befindlichen Cölomhöhle; die Höhle aber kommuniziert nicht mit dem Blutraum — also ist der letztere nicht als Myoocöl (LANG) aufzufassen. Durch die topographischen Schwierigkeiten, die dem Studium der mittleren Entwicklungsstadien (bevor das Umbiegen des Embryos stattgefunden hat) im Wege stehen, fällt es sehr schwer, das definitive Schicksal der Cölomhöhlen bei deren dorsalwärtigem Wachstum, wie auch die Bildung der Dorsalseite im allgemeinen im Detail zu verfolgen. Während die Seiten des Embryos durch das Ectoderm umwachsen werden, strecken sich die Cölomhöhlen in die Höhe, und keilen sich in den schmalen Zwischenraum zwischen Ectoderm und Dotter hinein.

Dieser schmale dorsalwärts gerichtete Fortsatz der Cölomhöhle wird durch eine kleine dichte Zellengruppe geschlossen, welche allmählich nach vorn in die Höhe (dorsalwärts) rückt. — Zur selben Zeit

aber lagern in der seitlichen Gegend des Embryos die Macrocyten in großer Zahl, welche sich auch in den schmalen spaltenförmigen Raum zwischen Ectoderm und Dotter einkeilen. In diesem Teile des Embryos — in dem oberen Teil der Seitenregion — bildet sich nie eine ausgeprägte Cölomhöhle. Es scheint mir, daß bei den Spinnen derselbe Prozeß stattfindet, den wir bei *Blatta* gesehen haben: die obere dorsalwärts wachsende Sektion der Cölomhöhle wird auf der lateralen Seite des Embryos in den schmalen Zwischenräumen zwischen Ectoderm und Dotter abgeflacht, um sich später wiederum zu erweitern und so eine deutliche Höhle auf der dorsalen Seite zu bilden. Dabei kommt es zu einem Riß, wobei der obere Teil der Cölomhöhle sich von dem unterem losreißt.

Bei *Blatta* geschieht das nach der Herzbildung und aus dem oberen Teil der Cölomhöhle wird der obere Teil des Fettkörpers gebildet. Wie mir scheint findet dieses Zerreißen bei den Spinnen früher statt, so daß zur Zeit der Herzbildung der obere Abschnitt der Cölomhöhle schon isoliert ist. Es lagern dann lateral, zwischen Ectoderm und Dotter, vereinzelte Mesodermzellen und hauptsächlich Macrocyten in großer Zahl. Die letzteren liegen öfters in einer ununterbrochenen Schicht, wobei sie, durch dem Druck, den sie aufeinander ausüben, eine unregelmäßige Form annehmen.

Die Entwicklung des Blutgefäßsystems beginnt gleichfalls mit der Bildung von Bluträumen um den Dotter, — augenscheinlich in den Hauptzügen ähnlich wie bei *Blatta*. Die Blutsinuse sind aber bei den Spinnen schwächer entwickelt und ihre einzelnen Teile weniger scharf ausgeprägt, als bei *Blatta*. Hier findet auch, wie es scheint, die erste Absonderung der Bluträume, bald nach der endgültigen Bildung der Cölomhöhlen statt. Im mittleren Entwicklungsstadium bei schon genügender Entwicklung des Nervensystems, dessen beide Teile auf der Bauchseite schon einander genähert sind, ist der zwischen dem Nervensystem und dem in eine mesodermale Hülle eingeschlossenen Dotter liegende Sinus deutlich ausgeprägt.

Im Sinus sind vereinzelte Hämocyten zerstreut. Es sind kleine Blutzellen, die einen rundlichen Kern und ziemlich viel Sark besitzen. In den Seitenteilen des Embryos findet zweifellos solch ein Heraustreten der trophischen Flüssigkeit aus dem Dotter statt. Da jedoch dieserorts der Zwischenraum zwischen Dotter und Ectoderm außerordentlich schmal — spaltförmig — ist, werden die in ihn gelangenden dorsalen Auswüchse der Cölomblasen im Besonderen unter dem Druck der sich hier ansammelnden Macrocyten abgeplattet. Auf den Schnitten

bekommt man außer den einzelnen ausgezogenen, dem Dotter umlagernden Mesodermzellen (deren Anwesenheit oft bloß durch ihre weit auseinandergelegenen Kerne angezeigt wird), die in eine Reihe angeordneten Macrocyten allein zu sehen. Der periintestinale (periviscerale) Blutsinus ist hier gewöhnlich nicht genügend klar ausgeprägt, während er im Abdomen des Embryos auf dessen dorsaler Seite, nachdem die letztere sich geschlossen hat, gut ausgeprägt ist.

Nachdem die dorsale Seite vom Ectoderm vollständig umwachsen ist, wird da, zwischen Ektoderm und Dotter, ein Trophocölraum gebildet. Der letztere ist ein Blutsinus, welcher einen Fortsatz der Lateralsinuse vorstellt. In der medianen Ebene befinden sich bedeutende Anhäufungen von Hämocyten kleiner Blutzellen, die aus den Mesodermzellen der Bluträume, d. h. denjenigen Zellen, welche keine Bestandteile der Cölomhöhlenwände bildeten, entstanden sind. Die oberen Abschnitte der Cölomhöhlen liegen lateral zu den medianen Zellenhaufen in Form von Dreiecken, deren Basis der Mediane des Abdomens, der Herzhöhle, zugekehrt ist, während sich die schmale Spitze in den Zwischenraum zwischen Ectoderm und Dotter einkeilt. Diese oberen Abschnitte der Cölomhöhlen bei Spinnen entsprechen denjenigen der *Blatta.* Diese Abschnitte werden sowohl vom Ectoderm, als auch vom Dotter aus von der Trophocölflüssigkeit umspült (wiederum wie bei *Blatta*) und sie werden von den Anhäufungen einzelner Mesodermzellen (Hämocyten) und Macrocyten nicht berührt. Aus demjenigen Teil der Wand der oberen Cölomabschnitte, welcher gegen die Herzhöhle (die mediane Embryonalebene) gewendet ist und die Basis der Dreiecke (welche diese Cölomhöhlen darstellen) bildet, entsteht die Herzwand. Was die Entstehung der Herzwände betrifft, können hier nicht derartige Zweifel auftauchen, wie es bei *Blatta* der Fall ist. Dort sahen wir, daß vom oberen Rand des Cölomabschnittes, welcher entweder bereits vollständig von den Fett-(Harnsäure-)zellen angefüllt ist oder gerade noch mit denselben angefüllt wird, kleine mesenchymatöse Zellen sich in der Richtung des Herzens erstrecken. Aus diesen Zellen wird wahrscheinlich die Herzwand gebildet. Bei den Spinnen sind solche Zellen nicht aufzufinden. Die zukünftige Herzhöhle — ein Teil des Trophocöls — ist von einer dichten Masse von Hämocyten, zwischen welchen — bei den meisten Spinnen — auch Macrocyten anzutreffen sind, angefüllt. Die breiten, rinnenartig gekrümmten Wände der unmittelbar angrenzenden Cölomabschnitte liegen diesen Zellenhaufen dicht an. Zweifellos wird die Herzmuskelwand eben aus diesen Cölomwänden gebildet.

Was entsteht nun aus den zwei andern Wänden der Cölomabschnitte? Ihr Schicksal läßt ebenfalls keinen Zweifel aufkommen. Während diese Wände sich von derjenigen, die zum Aufbau des Herzens dient, abtrennen und (entweder von Anfang an, oder erst etwas später) aneinander legen, liefern sie die dorsalen Längsmuskeln des Abdomens, welche — bei einigen Spinnen wenigstens — auf der dorsalen Seite des Abdomens, seitlich vom Herzen und auf einiger Entfernung von ihm, gelegen sind (so bei *Aranea*, *Philaeus*, *Dendryphantes*, *Misumena*).

Es ist auf den Längs- sowie auch auf den Querschnitten äußerst deutlich zu sehen, daß ein jeder dieser Bündel aus zwei Reihen von Muskelfasern besteht, welche aus den zwei Wänden der abgeplatteten Cölomsäcke entstanden sind. Die beiden Wände haben sich nicht »aufgelöst«, sie haben sich gänzlich in Muskelfasern verwandelt.

Diese Längsmuskeln der Dorsalseite des Abdomens sind ganz richtig bei Purcell (1909) in der schematischen Zeichnung 41 der Taf. 7 abgebildet. Andre Autoren (z. B. Morin, Pappenheim) hielten diese Muskeln irrtümlich für Flügelmuskeln (Pappenheim erwähnt sie im Text nicht, zeigt sie jedoch auf der Zeichnung Fig. 17, Taf. VIII, seiner Arbeit). Montgomery erwähnt die Entwicklung des Herzens nur flüchtig, gibt jedoch in seiner Arbeit ziemlich exakte Abbildungen (Fig. 87 *D*). Nach Kautsch wird das Herz ebenfalls durch das Verwachsen der Wände der dorsalen Auswüchse der Cölomhöhlen gebildet; die aktive Beteiligung aber, welche, seiner Meinung nach, die »freien Dotterzellen« in diesem Prozesse annehmen [. . . »sind die Cölomwandzellen zum Teil aufs innigste mit den Derivaten der freien Dotterzellen verbunden. Das splanchnische Blatt besteht großenteils aus Dotterzellen, die oft nach der Mediane zu allmählich in Blutzellen übergehen. . . . Die dorsale Zellenansammlung, die schon vor dem Auswachsen der Abdominalsomiten sichtbar wird, liefert zwar während dieses Wachstums zum Teil die Blutzellen, wird aber zum andern Teil in die vorwachsende Cölomsackwand aufgenommen. Allenthalben sieht man auf Quer- und Längsschnitten große runde Dotterzellen dieser Wand eingelagert, besonders zahlreich im visceralen Blatt, aber auch im parietalen« (S. 524, 525)] ist durch meine Untersuchungen keinesfalls bestätigt worden.

Im allgemeinen entsteht die Bluthöhle, oder, was in diesem Falle das gleiche ist, die Leibeshöhle, im Prinzip ebenso wie bei *Blatta*. Diese von Anfang an einheitliche Höhle hat mit der Cölomhöhle nichts gemeinsam. Die Cölomhöhle entsteht in Form eines Systems geschlossener Blasen. — Die Höhle dieser Blasen verschwindet durch das Zusammenschrumpfen der Blasen, das Zusammenfallen ihrer Wände, deren Zellen zum Aufbau von Geweben dienen, daß sie Muskelgewebe liefern, ist unbestreitbar.

Auch bei den Spinnen tritt die Cölomblasenhöhle augenscheinlich

nie mit der Leibes- oder Bluthöhle in unmittelbare Kommunikation; sie bleibt bis zum Ende geschlossen, isoliert und verschwindet spurlos. Die Bluthöhle — Leibeshöhle — Trophocöl, entsteht aus den Sinusen, die sich um den in eine Mesodermalhöhle eingeschlossenen Dotter bilden. Es sondern sich der Ventralsinus, der subintestinale oder pericardiale Sinus, und der Dorsalsinus ab. In dem letzteren wird das Herz gebildet. Die Leibeshöhle oder Bluthöhle ist ein Pseudocöl oder Schizocöl; morphologisch aufgefaßt — eine vollständig einheitliche und ganz eigenartige Höhle. SCHIMKEWITSCH und MORIN vergleichen die Herzhöhle mit der »primären« Leibeshöhle, dem Blastocöl — der Furchungshöhle — dies kann aber kaum zugegeben werden; MORIN hat besonders deutlich gezeigt, daß sich bei den Spinnen am Schluß der Furchung eine typische Furchungshöhle bildet. Am Schluß der Furchung bildet sich bei *Aranea* eine typische Blastula, eine Hohlkugel, dessen Wände aus großen Blastomeren bestehen; die Höhle dieser Kugel, die mit einer Flüssigkeit gefüllt ist, stellt das Blastocöl, oder die Furchungshöhle vor. Eine Invaginationsgastrula wird aber bei den Spinnen nicht gebildet; die Furchungshöhle verschwindet, indem sie sich von Neuem mit Dotter füllt. Es sind also keine genügenden Gründe vorhanden, um den später rings um den Dotter erscheinenden Raum, welcher mit Blut angefüllt ist (Trophocöl, Bluthöhle) mit dem verschwundenen typischen Blastocöl zu vergleichen.

Über die Cölomblasen bei den Spinnen kann man also folgendes sagen: 1) verschmelzen sie nie vollständig miteinander; 2) dienen sie nicht zur Bildung der splanchnischen Mitteldarmhülle oder der Mesodermalhülle des Dotters; 3) haben sie augenscheinlich keine Beziehungen zur Gonadenentwicklung 4) kommt es nicht zum Zerreißen ihrer Wände, so daß nie eine Verbindung zwischen der Cölomhöhle und der endgültigen Leibeshöhle, oder der Bluthöhle stattfindet.

In einem frühen Entwicklungsstadium der Spinne entstehen im Mesoderm paarweise und metamer angeordnete, mit einer Flüssigkeit angefüllte Blasen, deren Wände aus einem einschichtigen Epithel bestehen. Anfangs findet in den Blasen eine starke Anhäufung der Flüssigkeit statt; die Blasen schwellen an und ragen in die Extremitäten hinein, sich zwischen Ectoderm und Dotter einkeilend. In späteren Stadien verschwindet die Flüssigkeit und die Blasenwände fallen zusammen. Dabei findet aber kein Zerreißen der Wände statt. Nachdem die Flüssigkeit, die die Blasen anfüllte (und mit ihr auch die Cölomhöhle) vollständig verschwunden ist, dienen die Zellen der Cölomblasenwand zum Aufbau der mesodermalen Organe haupt-

sächlich, wie es scheint, wenn nicht sogar ausschließlich — der Muskulatur.

Natürlich kommt nun eine wichtige Frage in Betracht — wohin verschwindet nämlich die in der Cölomhöhle eingeschlossene Flüssigkeit? Auf diese Frage können mikroskopische Untersuchungen leider keine Antwort geben. Vielleicht verdunstet das Wasser (es ist um so wahrscheinlicher, da die Cölomblasen so oberflächlich — unmittelbar unter dem Ectoderm — liegen); vielleicht wird die Flüssigkeit resorbiert und geht in das zu dieser Zeit sich entwickelnde Blutgefäßsystem über. Nimmt man an, daß in der Cölomhöhlenflüssigkeit sich Zerfallprodukte befinden, so wird sie, wenn auch vom Blut aufgesogen, so doch nur, um sofort an andre Stellen abgegeben (abgelagert) zu werden.

Dieser Prozeß — die Bildung von mit Flüssigkeit angefüllten Blasen nur für eine kurze Zeit, wobei später die Flüssigkeit aus diesen Blasen wieder verschwindet — kann vom physiologischen Gesichtspunkt aus sehr sonderbar und sogar absurd erscheinen. Derartiges kommt aber bei der Embryonalentwicklung der Spinnen mehrmals vor. So verhält sich die Furchungshöhle, welche am Schluß des Furchungsprozesses gebildet wird. Die geräumige mit Flüssigkeit angefüllte Höhle besteht nur eine kurze Zeit, dann verschwindet sie, indem sie vom Dotter angefüllt wird und die in ihr anfänglich abgeschiedene Flüssigkeit geht wieder in den übrigen Inhalt des Eies über.

C. Die Macrocyten.

Aranea cucurbitina. Beim Embryo von *Aranea cucurbitina* erreichen die großen Zellen, welche unter verschiedenartigen Benennungen von verschiedenen Autoren, die Spinnenembryologie behandelt haben (Schimkewitsch, Morin, Locy, Montgomery, Kautsch — Schimkewitschs Zellen des sekundären Entoderms, Morins Blutzellen, Kautschs freie Dotterzellen) beschrieben wurden und welche wir vorläufig Macrocyten nennen werden, einen bedeutenden Entwicklungsgrad und fallen ganz besonders ins Auge. Eine kurze Beschreibung der Macrocyten bei *Aranea cucurbitina* wurde von Frl. Tabuntchikoff (1908) gegeben.

Von den Präparaten über die Entwicklung von Araneen, die in meinem Besitze sind, beziehen sich die ersten auf diejenigen Stadien, die von Locy auf Taf. II, Fig. 7 und 8, und Morin (auf Schnitten) Taf. I, Fig. 21, Taf. II, Fig. 28, Taf. III, Fig. 10, dargestellt worden sind, und auf denen der Embryo auf die dorsale Seite gekrümmt ist, der Kopf- und Caudallappen auf der dorsalen Seite einander nahe gelegen sind, die Extremitätenanlagen bereits frei hervorragen und die

stark entwickelten Cölomhöhlen in die letzteren hineinrücken. Auf diesem Stadium liegen die Macrocyten in der später entstehenden Abdominalgegend mit den Mesodermzellen intermittierend, besonders aber auf der Dottergrenze, in großer Zahl. Die Cölomblasen der Abdominalsegmente sind in die Länge gezogen und liegen unmittelbar unter dem Ectoderm der Abdominalregion. Die Cölomhöhlen sind stark der Länge nach ausgezogen und ihre Wände bestehen aus einer Schicht Mesodermzellen. Unter diesen Cölomhöhlen, zwischen ihnen und dem Dotter liegt eine Schicht Mesodermzellen, unter welchen sich eine große Zahl Macrocyten befindet. Innerhalb der Cölomhöhlen selbst sind Macrocyten nie vorhanden. (In denjenigen zwei bis drei Fällen in denen ich Macrocyten innerhalb einer Cölomhöhle gesehen habe, waren es augenscheinlich Resultate einer Translokation oder eines künstlichen Risses); sie keilen sich aber in den Zwischenraum zwischen zwei aufeinanderfolgenden Cölomhöhlen eng hinein und es ist, als ob sie die dem Innern (dem Dotter) zugekehrte Wand der letzteren umkleben. In dieser Region grenzen manchmal die Macrocyten dicht an den Dotter, manchmal aber liegt dazwischen eine Schicht kleiner Mesodermzellen. Die Macrocyten liegen zuweilen in einer Reihe, dicht aneinander in einer epithelartigen Anordnung, zuweilen aber mit Mesodermzellen abwechselnd, wobei sie nicht immer gleiche Größe aufweisen, man bekommt sowohl der Größe als auch dem Bau nach alle Übergangsformen zwischen einfachen Mesodermzellen und vollkommen entwickelten Macrocyten zu sehen.

Bereits auf diesem Stadium weisen die Macrocyten große Unterschiede in Größe, Bau aud äußerer Form auf, welche unzweifelhaft verschiedene Entwicklungsstadien und verschiedene Momente ihrer physiologischen Tätigkeit darstellen.

Nehmen wir nun zum Ausgangspunkt bei ihrer Beschreibung dasjenige Stadium, in welchem die Macrocyten eine große, rundliche oder ovale Zelle darstellen, welche einen bläschenartigen Kern mit deutlich ausgeprägten Chromatinnetz, und ein, seinem Aussehen nach, an den Dotter erinnerndes Plasma besitzen. Das letztere stellt dann eine, bei schwacher Vergrößerung einförmige, bei größerer — feinkörnige oder wabige Masse dar, welche bei doppelfärbenden Methoden sich ebenso wie der Dotter färbt. So werden bei der Hämalaun- und Orange G-Färbung der Dotter sowie auch das Protoplasma auf gleicher Weise mehr oder minder intensiv gelb gefärbt. Das sind Macrocyten, welche meist einförmig aussehen. In andern dagegen findet man im fast einförmigen, homogenen Plasma mehr oder minder große, rundliche, scharf

konturierte Einschlüsse, welche die Form von einförmigen, dieselben Farben (wie das Plasma) nicht aufnehmenden Körperchen, aufweisen. Es scheint als ob wir es hier mit Vacuolen, deren Inhalt sich auf den Präparaten gefärbt hat, zu tun haben. Bei der Orange G-Färbung färben sich die Einschlüsse auch gelb, sind aber einförmiger gefärbt und haben eine andre Tonfärbung als die gelbe Dottermasse (Taf. XXVI, Fig. 21*a* und 21*b*).

In der Abdominalregion kann man neben den schon vollkommen ausgeprägten Macrocyten kleineren Zellen, welche jüngere in Entwicklung sich befindende Formen darstellen, begegnen. — Von den einfachen Mesodermzellen unterscheiden sich die letzteren durch einen größeren Kern und eine größere Plasmamenge, welche den letzteren umgibt. Der Form nach, sind diese Zellen rundlich, nie sind sie aber in die Länge gezogen und besitzen keine Fortsätze. Ihr Plasma wird auch gelb oder gelblich gefärbt; die Färbung ist aber weniger intensiv als die der vollkommen entwickelten Macrocyten. Es sind junge sich entwickelnde Macrocyten.

Die beschriebenen Formen stellen Stadien der Macrocytenentwicklung vor, wobei die zuerst beschriebene einer ausgebildeten Form entspricht. Später beginnt in ihr eine Reihe tiefgehender Umwandlungen, welche gewiß mit intensiver physiologischer Tätigkeit verbunden sind.

In späteren Embryonalstadien, nachdem das Umkehren des Embryos auf die abdominale Seite schon stattgefunden hat und das Herz vollständig gebildet worden ist, erreichen die Macrocyten ihre größte qualitative und quantitative Entwicklung. In diesen Stadien sind die Cölomhöhlen schon reduziert und auf den Seiten des Embryos, wo früher die oberen Cölomhöhlenfortsätze sich hinzogen, tritt der Zwischenraum zwischen Ectoderm und Dotter als schmale Spalte auf. — Diese schmale Spalte ist jetzt ganz von Macrocyten angefüllt, welche folglich den vorher von der Cölomhöhle eingenommenen Raum besetzen, wobei sie die letztere gleichsam verdrängen. Diese Macrocytenschicht auf den Seiten des Embryos ist jetzt, wie im Cephalothorax, so auch im Abdomen gleichartig entwickelt (Taf. XXVI, Fig. 22 u. 22*a*).

Stellenweise lagern die Macrocyten vereinzelt, stellenweise zu Gruppen vereinigt, im letzten Falle so dicht, daß sie einander eng anliegen, aufeinander drücken und unregelmäßige eckige Formen annehmen. Stellenweise keilt sich die den Dotter deckende Mesodermzellenschicht, eine Falte bildend, in den Dotter ein und dringt in die Zwischenräume zwischen den Dotterzellen. Diesen Mesodermein-

wüchsen folgen auch die Macrocyten, sich in ihnen vereinzelt oder gruppenweise einschaltend (Taf. XXVI, Fig. 23).

Auf der dorsalen Seite des Abdomens befindet sich nun ein schon vollständig entwickeltes, in dem pericardialen Sinus gelegenes Herz. Das geronnene Blut bildet kleine Mengen eines körnigen Niederschlags; im Herzen sind auch eine ziemlich große Anzahl kleiner Blutzellen mit einem deutlich abgesonderten, den runden Kern umgebenden Plasmakörper, zu sehen. In der Herzhöhle jedoch sind keine Macrocyten vorhanden; dadurch unterscheidet sich *Aranea* von den andern Spinnen.

Die Macrocyten liegen in einer ununterbrochenen Schicht unterhalb des Herzens in dem engen spaltförmigen Zwischenraum, welcher sich zwischen dem letzteren und dem Dotter befindet. Auf Längsschnitten, die durch das Abdomen eines sich in diesem Stadium befindenden *Aranea*-Embryos geführt sind, sehen wir das Herz in Form einer gebogenen Röhre, in deren Höhle Blutzellen zerstreut sind (Taf. XXVI, Fig. 24 u. 25).

Es sind keine Macrocyten in der Höhle des Herzrohres zu sehen, jedoch unter ihm, zwischen ihm und dem Dotter, liegt letzterem eine dichte Schicht einer Reihe von typischen Macrocyten dicht an.

Auf Querschnitten sehen wir solche Macrocytenanhäufungen unterhalb des Herzens, zwischen letzterem und dem Dotter (Taf. XXVI, Fig. 23). Bei *Aranea* also verwandeln sich die Macrocyten nicht nur nicht in Blutzellen, sondern gelangen auch nicht in die Höhle des Herzrohres; nach der Entstehung des Herzens umlagern sie immerfort in großer Anzahl den Dotter und nehmen die Stelle der verschwundenen Mesodermhöhlen in den seitlichen Teilen des Cephalothorax und des Abdomens des Embryos ein. Unmittelbar unter dem Herzen bilden sie eine ununterbrochene Schicht, welche den Zwischenraum zwischen Herzwand und Dotter nicht ausfüllt.

Die Macrocyten erscheinen also zuerst als große rundliche oder ovale Zellen, deren Kern die gewöhnliche typische Struktur aufweist und deren Plasma von einem der Nährdottersubstanz ähnlichen Stoff gesättigt ist. Zuweilen erscheint dieser Stoff in Form von großen rundlichen Einschlüssen, welche innerhalb von Vacuolen liegen; zuweilen füllen sie mehr oder minder regelmäßig das ganze Zellplasma aus. Dieser besondere Bestand des Macrocytenplasmas äußert sich zu allererst dadurch, daß er sich in diesem Stadium vollständig ebenso wie der Dotter färbt.

Bei der Hämalaun- + Orange G- oder Eosinfärbung werden zum Beispiel die Macrocyten ganz und gar so wie der Dotter gelb, bzw. rosa gefärbt. Darum scheinen die Macrocyten bei kleineren Vergrößerungen Teile des Nahrungsdotters zu sein und sind schwer von dem letzteren zu unterscheiden. Eine Reihe allmählicher Übergangsformen verbindet die Macrocyten mit den einfachen Mesodermzellen der Embryonalhöhle und stellen unzweifelhaft eigenartig veränderte Zellen der Embryonalhöhle dar. — Morin hält sie für Mesodermzellen (1882). Schimkewitsch beschreibt in seiner ersten Arbeit (1886) die Macrocyten unter dem Namen von »Zellen des sekundären Entoderms« und glaubt, daß sie »sich von deren vielkernigen Dotterzellen ablösen«. In seiner zweiten Arbeit beschreibt er sie schon als mesodermale Phagocyten (1898).

Unzweifelhaft stellen die Macrocyten differenzierte Zellen der Embryonalhöhlen dar. Aus derselben Embryonalhöhle geht ein Teil der Elemente in den Dotter über und bedingt den Zerfall des letzteren in einzelne Teile, welche den in ihn hineingelangten Zellen entsprechen; in der Weise wird eine große Anzahl sehr großer dotterreicher runder Zellen — Dotterzellen — gebildet. Folglich enthält die Embryonalhöhle bei ihrer Entstehung die Entoderm- und Mesodermelemente; deswegen ist es unmöglich, die Frage zu lösen, zu welchen Elementen diejenigen Zellen, die sich in Macrocyten umwandeln, gerechnet werden müßten; überhaupt besitzt diese Frage einen scholastischen Zug. Geben wir zu, daß die Macrocyten umgewandelte Mesodermzellen vorstellen, so ändert dieser Umstand nichts in der Frage über ihre Bestimmung und ihr weiteres Schicksal. Aus der Zahl der Mesodermzellen, die dem Dotter anliegen, verwandeln sich einige in Macrocyten. Ob aber der Name, mesodermale »Phagocyten«, welchen ihnen Schimkewitsch (1898) gibt, richtig ist, ist eine andre Frage. Sie enthalten freilich eine große Menge Stoffes, welcher dem Äußeren nach und auch seinem Verhalten den Farben gegenüber dem Dotter ähnlich ist und welcher zuweilen sogar in besonderen Vacuolen liegt. Ob aber dieser Stoff wirklich durch intracelluläre Absorption mittels Pseudopodien, wie es bei den typischen Phagocyten geschieht, in das Macrocytenplasma gelangt? Die Macrocyten dringen (»fressen sich«) nie in den Dotter ein. Aber auch der Nahrungsdotter selber stellt nun in morphologischer Hinsicht keine amorphe Masse, keine sozusagen »res nullius« mehr dar — er ist den in ihn eingedrungenen Dotterzellen (Entodermzellen) entsprechend in große Einzelteile zerlegt und jeder seiner Tropfen gehört dem Plasma einer der Zellen, und wird von letzterer gehalten.

Wenn also die Mesodermzellen als Phagocyten funktionieren würden, so müßten sie die Entodermzellen, sich in die letztere einfressend, angreifen, ihnen den von ihnen bereits absorbierten Dotter entziehend. Aber nirgends zeigen die Präparate derartige Bilder, die in der Weise erklärt werden könnten. Die Macrocyten liegen auf dem Dotter und lagern ihm dicht an, dringen jedoch in den letzteren nicht ein. Sie liegen mit andern Mesodermzellen abwechselnd und oft ist ein Übergang von den noch unveränderten Mesodermzellen über immer größer werdende Zellen zu den typischen Macrocyten zu sehen. Möglicherweise werden die Macrocyten durch Absonderung des flüssigen Dotterbestandteiles gebildet, wobei sie anschwellen und sich äußerst stark vergrößern. Die in den Vacuolen sich befindenden Einschlüsse könnten sich durch Fällung bei der Fixierung der das Plasma durchdringenden absorbierten Flüssigkeit gebildet haben (Taf. XXVI, Fig. 26.)

Wie dem auch sei, gleichviel welche Entstehung und Bildungsweise den Macrocyten zuzuschreiben ist, die letzteren stellen jedenfalls ganz eigenartige Embryonalhöhlenelemente — enorme, von einem aus dem Dotter aufgenommenen Nahrungsstoff durchdrungene Zellen dar, weshalb sie auch anfänglich die Färbung des Dotters annehmen; sie behalten aber dabei eine deutliche Zellstruktur und besitzen einen typischen Kern.

Die weiteren Veränderungen der Macrocyten bestehen erstens darin, daß der reservierte Nahrungsstoff, der Vorrat von Dotter oder von dessen Produkten, welche sie anfänglich in sich aufnehmen, allmählich verschwindet. Dabei findet aber bei den Macrocyten keine Verkleinerung der Dimensionen statt; im Gegenteil, es vergrößern sich die letzteren oft. Die anfängliche Fähigkeit der Macrocyten sich mit Plasmafarben zu färben, wodurch sie eine so große Ähnlichkeit mit dem Dotter haben, verschwindet allmählich; es verschwinden gewiß auch alle in ihnen vereinzelt liegenden Einschlüsse; dabei verlieren sie nicht nur ihre Färbungsfähigkeit, es verschwindet auch das Plasma allmählich, indem es von einem flüssigen Inhalt ersetzt wird. Die Macrocyten erhalten dabei eine scharf ausgeprägte Membran und nehmen den Charakter von Blasen an, die mit einer farblosen Flüssigkeit (Fett?) angefüllt sind.

Parallel mit diesen Vorgängen findet noch eine Reihe andrer Veränderungen statt: Es erscheinen im Zellprotoplasma Elemente, welche Kernfarben einnehmen — sie färben sich intensiv mit Hämalaun und Saffranin. Zuweilen erscheinen diese Körperchen als kleine runde

Körner, öfters aber kann man beim Drehen der Micrometerschraube beobachten, daß sich diese Körner in ziemlich lange gebogene Stäbchen oder Fäden, welche nur im optischen Durchschnitt als Körner erscheinen, ausziehen. Es gibt Fälle in denen man gar keinen Zusammenhang zwischen diesen farbeannehmenden Körperchen und dem Kern zu sehen bekommt; in vielen Fällen aber nimmt der Kern solcher Zellen eine unregelmäßige Form an, indem er an einigen Stellen sich in Fortsätze ausdehnt, oder mit Auswüchsen oder Knollen, welche das Aussehen von aus ihm hervortretenden Tropfen haben, bedeckt ist. Manchmal gelingt es sogar zu beobachten, daß ein konischer Kernfortsatz unmittelbar in einen im Plasma liegenden gefärbten Faden oder in die Zellflüssigkeit übergeht (Taf. XXVI, Fig. 27 u. 28).

Zuweilen scheinen diese mit Kernfarben gefärbten Stäbchen oder Fäden nur auf der Oberfläche gefärbt, während sie im Innern farblos oder schwach gefärbt sind — man könnte denken, wir hätten hier in Wirklichkeit keine Stäbchen oder Fadenstruktur, sondern eine Röhrenstruktur vor uns.

Aus diesen vereinzelten mikroskopischen Bildern kann man sich eine allgemeine Vorstellung über die allmähliche Metamorphose, die die Macrocyten durchmachen, bilden.

Die Macrocyten entstehen aus den (wahrscheinlich mesodermalen) Zellen des Embryonalstreifens, welche in Folge reichlicher Absorbierung des Nahrungsmaterials aus dem Dotter, dem sie anliegen, immer größere Dimensionen annehmen. In diesem frühen Stadium besitzen sie noch keine scharf ausgeprägte Membran; ob sie aber die Dotterelemente durch Phagocytose, oder durch Absorbierung der flüssigen Teile des Dotters aufnehmen, ist nicht aufgeklärt. Die letzte Vermutung scheint mir wahrscheinlicher zu sein.

Ich bemerke noch, daß der Dotter (das Entoderm) bereits sehr früh, lange vor dem Zerfall oder der Reduktion der Cölomhöhlen, eine ununterbrochene, aus einer Schicht kleiner flacher kleinkerniger Mesodermzellen bestehende Hülle besitzt; sie bildet um ihn eine äußerst dünne Membran, welche nur da zum Vorschein kommt, wo die Kerne angetroffen werden. Da diese Membran sich schon vor dem Verschwinden der Cölomhöhlen bildet, so ist es jedenfalls unmöglich, sie mit dem splanchnischen Mesodermblatt zu vergleichen. In den meisten Fällen sind die Macrocyten durch diese Hülle deutlich vom Dotter abgegrenzt. Aber auch in dem Falle, wenn auf den Präparaten die Macrocyten dem Dotter unmittelbar anzuliegen scheinen, kann man nicht mit Gewißheit sagen, daß zwischen ihm und dem Dotter keine

äußerst dünne, dieser Membran angehörende Plasmaschicht vorhanden ist, welche nur darum unbemerkbar ist, weil auf der gegebenen Stelle des Schnittes keine ihr zugehörigen Kerne vorkommen. Vermutlich findet das Eintreten von Stoffen aus dem Dotter in das Macrocytenplasma hinein durch diese Hülle statt, es kann dann jedenfalls keine Rede von Phagocytose sein.

Ich denke es mir so, daß die Macrocyten nicht wandern und sich nicht im Embryo verstreuen, sondern überall in situ aus den an der gegebenen Stelle sich befindenden Mesodermelementen gebildet werden.

Bald nach ihrer endgültigen Entstehung beginnt in den Macrocyten eine Kernmetamorphose, oder, richtiger ein Kernzerfall. An verschiedenen Stellen tritt sein Inhalt aus ihm hervor und verteilt sich in Form von Fäden (manchmal in Röhrchenform) oder von Tropfen (Körner) im Zellinnern. Da diese Fäden und Körner aus dem Kern hervortreten, und gierig die Kernfarben einnehmen, können wir sie für aus dem Kern getretene Chromatinelemente oder Chromidien halten. Es findet also in den Macrocyten ein Übergang der Kernsubstanz in das Zellplasma, ein Zerfall des Kernes und ein Übergang der Chromidien in das Plasma statt. Der Kern kann allmählich verschwinden und dann sind in den Macrocyten vereinzelte zerstreute Chromatinfäden und -körner — Chromidien — zu sehen.

Parallel der Kernmetamorphose und dem Kernzerfall findet auch eine Umwandlung des Inhalts der Macrocyten statt. Die in großer Zahl im Protoplasma enthaltene, dem Dotter entstammende Nahrung, verschwindet allmählich. Die Macrocyten werden immer schwächer mit Eosin und Orange G gefärbt, und ihr Inhalt wird farblos und wässerig. Dabei tritt die äußere Membran schärfer denn je hervor und die Macrocyten erhalten ihr endgültiges Aussehen, sie werden zu großen Blasen von unregelmäßiger Form mit fester Membran und wässerigem Inhalt (?), in dem gefärbte Fäden und Körner — Chromatinelemente des degenerierenden Kernes herumschwimmen.

Derartige, zur definitiven Entwicklung gelangte Macrocyten sind im mittleren Entwicklungsstadium, nachdem schon das Herz endgültig gebildet worden ist, die Cölomhöhlen verschwunden sind, und der Embryo auf die Abdominalseite gekrümmt ist, am zahlreichsten. Sie liegen als ununterbrochene Schicht unter dem Herzen und an den Körperseiten im Zwischenraum zwischen Entoderm (Dotter) und Ectoderm in dem Raum, welcher früher von den Cölomhöhlen ausgefüllt war.

Man soll aber nicht glauben, daß der gegebene Zustand der Macrocyten einem bestimmten Entwicklungsstadium des Embryos entspricht;

bereits in den frühen Stadien, wo noch bei der Mehrzahl der Macrocyten der Kern erhalten ist, und sie sich dem Dotter ähnlich färben, kommen vereinzelte Macrocyten zum Vorschein, welche die Form von Blasen mit ihren zerstreuten Chromatinelementen besitzen. Und umgekehrt — in späteren Stadien trifft man zwischen blasenartigen Macrocyten auch solche, in denen die Integrität des Kernes noch nicht zerstört ist und in denen das Plasma sich noch mit Eosin und Orange G färbt.

Das endgültige Schicksal der Macrocyten bei *Aranea* ist für mich unaufgeklärt geblieben. Nach Morin verwandeln sich die Macrocyten (bei *Theridium* und *Pholcus*) in Blutzellen; nach Schimkewitsch verwandeln sie sich (bei verschiedenen Spinnen) teilweise in Blutzellen, teilweise entsteht aus ihnen »der Fettkörper und das Peritonealgewebe«. Bei *Aranea* haben sie augenscheinlich mit den Blutzellen nichts gemein, ob aber aus ihnen irgendwelche andere Organe oder Gewebe gebildet werden, ist für mich unaufgeklärt geblieben; ich glaube aber eher, daß sie am Ende der Entwicklung einfach atrophieren. Zum Schluß der Entwicklung vermindert sich ihre Zahl aufs Äußerste, bei den eben erst aus dem Ei entschlüpften Spinnen habe ich sie nicht finden können.

Philaeus chrysops. Bei dieser Spinnenart sind die Macrocyten äußerst zahlreich, dem Charakter aber und der Verbreitung nach zeigen sie bedeutende Abweichungen von denjenigen von *Aranea* auf. Die Macrocyten bei *Philaeus* haben viel weniger Ähnlichkeit mit dem Dotter als bei *Aranea*. Ganz deutlich erscheinen sie als umgewandelte Embryonalstreifenzellen — Mesodermzellen —, mit denen sie durch äußerst allmähliche Übergangsformen verbunden sind. Indem sie sich in Macrocyten verwandeln, werden die Mesodermzellen größer, wobei sich auch der in ihnen enthaltene Kern, im allgemeinen seine typische Struktur behaltend, sich aber intensiver färbend, vergrößert. In der Weise entstehen ziemlich große runde Zellen, deren Plasma sich ebenso wie der Dotter mit Orange G färbt, die aber die Größe der *Aranea*-Macrocyten nicht erreichen und meistens keine so große Ähnlichkeit mit dem Dotter selbst aufweisen, wie es bei letzteren der Fall ist. Die weitere Metamorphose beginnt bei ihnen äußerst bald, da schon in frühen Stadien, gleichzeitig mit den ursprünglichen — plasmatischen Macrocyten — metamorphosierte vorkommen. Die Metamorphose besteht im Verschwinden des absorbierten Nahrungsstoffes (die Zellen werden nicht ganz, sondern teilweise und dabei auch schwächer mit Orange G gefärbt) und auch im Verschwinden des

Plasmas selbst. — Von den Zellen bleibt wesentlich bloß die scharf ausgeprägte Membran erhalten. Die Zelle wird bedeutend größer, schwillt an und verwandelt sich, wie es bei *Aranea* der Fall ist, in eine mit einer wässerigen Flüssigkeit angefüllte Blase, dabei nimmt sie eine unregelmäßige eckige Form an und ihre Ränder bekommen ein Aussehen als wären sie angenagt. Diese Zellen entbehren scheinbar jeglichen Inhalts, sind leer und bloß eine kleine Menge flockigen Stoffes erscheint als Plasmarest. Es findet aber — zum scharfen Unterschied von den *Aranea*-Macrocyten — keine Kernzerstörung durch Ausscheidung von Chromatinelementen, kein Erscheinen von Chromatinfäden und Körnern im flüssigen Inhalt der Blase statt. Der Kern schrumpft leicht zusammen und färbt sich noch intensiver mit Hämalaun und Safranin (Taf. XXVII, Fig. 29 und 30). Im allgemeinen erinnern die degenerierenden Macrocyten des *Philaeus*, ihrem äußeren Aussehen nach, an Kerne im Fragmentierungszustand, z. B. bei Phalangoidae-Embryonen. Bei *Philaeus* wird die funktionelle Rolle der Macrocyten augenscheinlich auf früheren Stadien, als es bei *Aranea* der Fall ist, bezogen. — In den Stadien wenigstens, in denen Cölomhöhlen vorhanden sind, befinden sich sehr viele Macrocyten in verschiedenen Degenerationsgraden, während in späteren Stadien, wenn die Embryonen auf die Abdominalseite umgebogen sind, und ein entwickeltes Herz besitzen, sie weniger zahlreich vorhanden sind. Sie bilden entschieden keine Anhäufungen weder um das Herz herum, oder unter dem Herzen; dafür aber bekommt man sie manchmal mit Blutzellen alternierend in der Herzhöhle selbst zu sehen. Meistens befinden sich solche Macrocyten bereits im Zustand vollständiger Degeneration, d. h. sie haben das Aussehen leerer Blasen mit einem etwas zusammengeschrumpften sich intensiv färbenden Kern, und einer gleichfalls zusammengeschrumpften Membran. Zwar liegen sie in der Blutgefäßhöhle selbst, in Anbetracht aber ihres unzweifelhaften Degenerierens ist es unmöglich anzunehmen, daß aus ihnen, wie es Schimkewitsch und Morin vermuten, Blutzellen entstehen können. — Die endgültige Zerstörung der Macrocyten findet durch das Zerreißen ihrer Membran statt — es sind ähnliche Bilder öfters auf Präparaten zu sehen; sowohl der flüssige Zelleninhalt, als auch der Kern tritt dabei aus und es ist unzweifelhaft, daß dabei der Kern unmittelbar nach seinem Heraustreten zerfällt; es gelang mir aber nicht, das näher zu beobachten.

Ich muß aber bemerken, daß in der Herzhöhle des erwachsenen *Philaeus* Zellen in großer Zahl auf der Herzwand sitzen; diese Zellen ähneln ganz

den blasenartigen leeren Macrocyten des Embryos. Mit der Untersuchung dieser Elemente habe ich mich bis jetzt nicht beschäftigt.

Agelena taurica. Im Gegensatz zu den *Philaeus*-Macrocyten sind die von *Agelena taurica* dem Aussehen und der Farbeaufnahmefähigkeit nach in solchem Grade den Dotterelementen ähnlich, daß es schwer wird, sich von dem Gedanken, daß sie aus dem Dotter hervorgetretene oder vom letzteren abgelöste Elemente darstellen, zu trennen. — Es ist aber gewiß schwierig, einen von andern Spinnen verschiedenen Bildungsmodus der Macrocyten bei *Agelena* zuzugeben. In den Stadien, wo die Herzbildung noch nicht stattgefunden hat, liegen die Macrocyten zwischen Dotter und Ectoderm in einer einschichtigen Lage außerhalb der Cölomhöhlen in den seitlichen Teilen des Embryos (Taf. XXVII, Fig. 31).

Vom Dotter sind sie jedenfalls auch hier durch ein sehr dünnes Häutchen, welches aus einer Schicht flacher ausgezogener Mesodermzellen besteht und welches hauptsächlich durch die in ihr eingeschlossenen Kerne zu erkennen ist, getrennt. Die Macrocyten sind große, mit homogenem Plasma versehene Zellen; derartige vereinzelte Einschlüsse, welche wir in demselben Stadium bei den *Aranea*-Macrocyten gesehen haben, sind bei ihnen nicht zu sehen, nichtsdestoweniger wird das Plasma durch plasmatische Anilinfarben dem Dotter vollständig ähnlich gefärbt und — bei kleineren Vergrößerungen sind die Macrocyten kaum zu unterscheiden. Der im Plasma liegende Kern ist nicht groß und besitzt die gewöhnliche Struktur.

Also sind die Macrocyten der ersten Stadien bei *Agelena* denjenigen von *Aranea* ähnlich, in späteren Stadien erdulden die ersten keine derartige Metamorphose; es ist besonders hervorzuheben daß weder jetzt noch später der eigenartige, für *Aranea* so typische, Kernzerfallsprozeß und das Anfüllen der Zellen mit Körperchen, welche mit Kernfarben gefärbt werden können, nicht stattfindet.

Der Charakter der Macrocyten wird bei *Agelena* mit deren Wachstum verändert. In den mittleren Embryonalstadien, wenn der auf die Abdominalseite gekrümmte Embryo ein äußerst vollständig entwickeltes Herz und reduzierte Cölomhöhlen besitzt, liegen die Macrocyten, wie vorher im Abdomen lateral, zwischen Ectoderm und Dotter. In diesem schmalen spaltförmigen Zwischenraum können sie ihre ursprüngliche rundliche Form nicht beibehalten, sie werden abgeplattet und gepreßt und nehmen eine längliche, zuweilen an den Enden zugespitzte, Form an. Der Kern und das Plasma jedoch bleiben unver-

ändert, oder verändern sich nur wenig. Das Plasma wird, wie vorher, durch Orange G dem Dotter ähnlich gefärbt, obwohl es schon nicht mehr das frühere homogene Aussehen hat, nicht diffus gefärbt wird, sondern flockenartige Körperchen enthält, die sich mit Orange G färben und von einander durch ungefärbte Zwischenräume getrennt sind. Ein Kernzerfall in solcher Form wie bei *Aranea* findet nicht statt und es kommen im Plasma keine Chromidialkörperchen zum Vorschein. Es findet aber auch keine Umwandlung der Macrocyten in von Flüssigkeit angefüllte Blasen mit intakt gebliebenen Kernen statt, wie es bei *Philaeus* der Fall ist.

Es liegen viele Macrocyten in der Nähe des Herzens, sie bilden jedoch keine dichte Schicht unterhalb des Herzens, wie sie bei *Aranea* zu finden ist. Die Macrocyten finden sich auch in kleiner Zahl innerhalb der Herzhöhle vor (Taf. XXVII, Fig. 32). Beim *Agelena*-Embryo, im Gegensatz zu *Aranea* und *Philaeus* sind sehr wenig Blutzellen im Herzen vorhanden, das Blutplasma aber bildet beim Gerinnen (bei der Fixierung) eine große Menge eines körnigen Niederschlags, welcher sich ziemlich stark färbt und alle Hohlräume des Blutgefäßsystems ausfüllt. Stellenweise liegen die Macrocyten innerhalb des Herzens an dessen Wand gedrängt, wobei sie öfters eine mehr oder minder abgeplattete, ausgezogene Form annehmen (Taf. XXVII, Fig. 33). Der Kern bleibt derselbe wie früher, während im Plasma bloß vereinzelte flockenartige Teile von unregelmäßiger Form sich mit Orange G färben, und durch ungefärbte Zwischenräume voneinander getrennt sind. Unzweifelhaft erliegen die Macrocyten auch in diesem Fall der Degeneration, sie nehmen jedoch weder die Form enormer Blasen an, die von einer Chromidialkörperchen enthaltenden Flüssigkeit angefüllt sind, noch leerer Zellen mit Kern und zusammengeschrumpfter Membran, wie es bei *Philaeus* der Fall ist. Ihr Umriß ist nicht angenagt, nicht wellenförmig und die Membran nicht so scharf zu erkennen, das Plasma wird nicht flüssig und es findet kein Kernzerfall statt (Taf. XXVII, Fig. 34). Die Macrocyten kommen im Herzen noch in den letzten Entwicklungsstadien beim Embryo oder auch bei den dem Ei soeben entschlüpften jungen Spinnen vor und zeigen bereits deutliche Degenerationssymptome: die flockenartigen, sich färbenden Plasmaelemente werden weniger zahlreich, die Zelle wird leer (Plasmaliquefaktion) und runzelig. Bei den Spinnen vorgerückten Alters verschwinden die Macrocyten. Außer im Herzen habe ich auf diesen Stadien vereinzelte Macrocyten auch oberhalb des Herzens in der Pericardialhöhle zwischen Herz und Hypodermis gefunden.

D. Die Rectalblase.

Wie man aus den vorher zitierten Literaturangaben sieht, wurde (von Schimkewitsch, Locy und Morin) der Rectalblase anfangs eine ektodermale Herkunft zugeschrieben, indem man annahm, daß sie sich in Form einer Ausstülpung des Enddarms, des Proctodäums entwickelte. Später hat Kishinoye behauptet, daß die Rectalblase nicht aus dem Enddarm, sondern aus dem unzerstört bleibenden Cölomsack des Caudallappens, welcher später mit dem Enddarm in Kommunikation tritt, gebildet wird. Schließlich hat Schimkewitsch — in seiner letzten Arbeit — seine frühere Anschauung über die Entstehung der Rectalblase aus dem Proctodäum geändert. Zwar hält Schimkewitsch die Untersuchungen Kishinoyes in einer Hinsicht für richtig, teilt jedoch in der Beziehung nicht seine Meinung, daß die Rectalblase einfach den Rest der Mesodermsomitenhöhle vorstelle und schreibt ihr einen entodermalen Ursprung zu: es sollen die Malpighischen Gefäße sowie auch die Rectalblase aus der hinteren Entodermanlage, welche das Aussehen einer Epithelplatte hat, gebildet werden. Die Entodermfrage in ihrem ganzen Umfang, besonders in bezug auf die Darmsäcke-»Leber«-bildung, einstweilen beiseite lassend, finde ich die letzte Schilderung Schimkewitschs de facto richtig. Die Rectalblase entsteht unabhängig vom Enddarm: das Proctodäum ist bei den Spinnenembryonen schwach entwickelt und stellt eine kurze Ectodermaleinstülpung vor, deren blindes Ende sich gegen die Rectalblase stemmt, mit der letzteren aber bis zum Schluß der Embryonalentwicklung nicht kommuniziert. Die Meinung Kishinoyes, daß der unpaare Cölomsack des Caudallappens unmittelbar in die Rectalblase übergeht, ist unstreitig irrig. Die Rectalblase entsteht im Zusammenhang mit derjenigen Epithelialplatte, welche die Anlage des hinteren Teils des Mitteldarms vorstellt und welche man darum als Entoderm ansehen kann.

In einem noch ziemlich frühen Entwicklungsstadium, nämlich im ersten Bildungsstadium der Extremitäten während der höchsten Entwicklungsstufe der Cölomhöhlen ist auf Frontalschnitten die Epithelialwandanlage des Mitteldarms in Form eines dicht an den Dotter angrenzenden, im hinteren Ende des Abdomens liegenden, halbmondförmigen Zellstreifens zu sehen. Da dieser Streifen sich auf einigen Schnitten wiederholt, so haben wir in Wirklichkeit eine Zellplatte vor uns, welche am hinteren Teil des embryonalen Körpers am Dotter käppchenartig anliegt. — Diese epitheliale Mitteldarmanlage (die An-

lage des hinteren Teiles des Mitteldarms) erinnert augenscheinlich an eine ähnliche Anlage bei den Insekten. Die Entstehung derselben ist von mir nicht verfolgt worden, doch muß sie, so lange das Entgegengesetzte nicht bewiesen worden ist, allerdings als Entoderm aufgefaßt werden. Diese Anlage bildet eine kleine, dem hinteren Ende des Embryos zugekehrte, blindsackartige Ausstülpung — die Rectalblasenanlage. In diesem Stadium ist keinerlei Verbindung zwischen Ectoderm und Rectalsackanlage zu bemerken. Späterhin, im mittleren Entwicklungsstadium nimmt der Rectalsack die Form einer oberhalb der hinteren Darmanlage (dorsalwärts von ihr) liegenden Blase an (wie es von Locy [1886] auf Fig. 56, Taf. VIII, richtig dargestellt ist). Die Malpighischen Gefäße entstehen augenscheinlich tatsächlich aus letzterer in Form von zwei langen Röhren (Schimkewitsch in seiner ersten Arbeit [1885—86], Locy [1886]).

Im Verlaufe der Entwicklung des Spinnenembryos stellt die Rectalblase nicht nur eine Anlage eines sich entwickelnden Organs, sondern fängt an, sofort nach ihrer Bildung zu funktionieren. Beim Embryo sowohl als auch beim erwachsenen Tier dient die Blase zum gleichen Zwecke, nämlich zur Excretanhäufung. Im Laufe der Embryonalentwicklung nimmt die Blase an Größe immer zu, und verwandelt sich am Schluß der Entwicklung in eine mit Flüssigkeit angefüllte Blase. Wie schon gesagt, findet bis zum Schluß der Embryonalentwicklung keine Kommunikation zwischen der Blase und dem Ectoderm statt. Augenscheinlich wird auch die Kommunikation zwischen Blase und Mitteldarm aufgehalten, wenigstens gelingt es nicht, sie auf den Schnitten festzustellen. Die Blase wird von der Flüssigkeit immer mehr angefüllt, — ihre Wände, welche die erste Zeit nach der Bildung aus verhältnismäßig ziemlich hohen Epithelzellen bestehen, dehnen sich immer mehr aus, werden immer dünner und nehmen schließlich den Charakter eines flachen Epithels an, welches aus flachen, in die Länge gezogenen Zellen besteht. Durch den Druck der sich in ihr anhäufenden Flüssigkeit, verliert die Rectalblase die ihrer Anlage eigne rundliche Form und nimmt die Gestalt eines mehr oder minder seitlich abgeplatteten Sackes an, dessen Ausstülpungen sich zwischen die angrenzenden Leberlappen einkeilen — ganz so wie es in früheren Stadien mit den Cölomhöhlen der Fall ist. Ob die Flüssigkeit in die Blase aus dem sich entwickelnden Darm, oder aus den Malpighischen Gefäßen, welche ihre Funktionen beginnen, eintritt, oder ob sie von den Wänden der letzteren unmittelbar absorbiert wird, ist unbekannt. Tatsache ist aber, daß die Blase sich mit Flüssigkeit allmählich anfüllt. Letztere

ist wässeriger Art, enthält keinerlei geformte Elemente und gibt auch keinen Niederschlag bei der Behandlung. Dem allgemeinen Aussehen nach, erinnert die Rectalblase an die Cölomhöhlen der frühen Entwicklungsstadien; es können keine Zweifel über den Charakter des Organs bestehen: es sammelt sich in ihr die Excretflüssigkeit des Embryos. Während der ersten Zeit der postembryonalen Entwicklung,nachdem der Embryo aus dem Ei entschlüpft ist, ist die Rolle der Blase als eines Behälters der Excretprodukte besonders scharf ausgeprägt. Wie ich es schon in meiner vorigen Arbeit (Faussek 1909) ausführlich beschrieben habe, verbleiben die Embryonen der Spinnen, nach dem Schlüpfen aus dem Ei, welches sie in einer äußerlich vollständig ausgebildeten Form, innerlich aber nicht vollkommen entwickelt verlassen, im Cocon, in welchem die erste Häutung stattfindet; aber auch später bleiben die jungen Spinnen noch im Cocon oder in dessen unmittelbarer Nähe, manchmal während einer sehr geraumen Zeit ohne ein aktives Leben anzufangen und ohne Nahrung einzunehmen. Vom Gesichtspunkt des Stoffwechsels aus, behalten die jungen Spinnen während ihres ganzen Aufenthalts innerhalb des Cocons dieselbe Beziehung zur äußeren Welt, wie sie bei dem sich innerhalb des Eies entwickelnden Embryo bestehen — sie nehmen keine äußere Nahrung an und sondern weder Fäkalien (bevor die Ernährung mit fremdartiger Nahrung angefangen hat, werden dieselben im Darm auch garnicht gebildet), noch Exkrete ab. Die letzteren werden jedoch im Körper der jungen Spinnen gebildet und gerade bei denjenigen, welche im Anfangsstadium der postembryonalen Entwicklung sich befinden und im Cocon verweilen, sind die Bedingungen zur Beobachtung der Excretanhäufung im Organismus junger Spinnen und deren Eliminierungsmodus im höchsten Grade günstig. Diese Exkretprodukte treten in Form von harten Guaninkörperchen auf, welche in den entstehenden Zellen der Mitteldarmsäcke (der Leber) sich abzulagern anfangen, der Anfang der Guaninkörnchenbildung ist auf die letzte Periode der Embryonalentwicklung zurückzuführen, während welcher sie sich auf der Dotterperipherie rings um die sich hier befindenden Dotterkerne abzulagern beginnen. Beim weiteren Differenzierungsprozeß und bei der Leberzellenbildung, welche letztere nach dem Ausschlüpfen der jungen Spinne aus dem Ei, während dessen Aufenthalt innerhalb des Cocons, stattfindet, wird der Prozeß der Guaninablagerung in den Leberzellen fortgesetzt und erreicht bei manchen Spinnen (*Lathrodectes*, *Argiope*) mächtige Dimensionen. Bei andern Spinnen wird das Guanin in den Leberzellen zwar abgelagert, es

werden aber keine großen Anhäufungen davon gebildet, augenscheinlich durch Ablagerung eines melaninartigen schwarzen Pigments in dem Hautepithel (Hypodermis) ersetzt. Jedenfalls aber findet bei den einen wie bei den andern Spinnen während deren Aufenthalt im Cocon eine Anhäufung von Excretprodukten in der Rectalblase, welche bei den jungen Spinnen (wie es beim Embryo der Fall ist) anfangs mit einem flüssigen Inhalt angefüllt ist, statt. Später aber zeigt sich auch in ihr gekörntes Guanin. Die Zahl der Körner wird allmählich größer — die Rectalblase enthält eine Flüssigkeit in welcher harte Teile — Guaninkörnchen — in großer Zahl suspendiert sind. Nach und nach wird die Rectalblase vom Guanin vollständig angefüllt und die Flüssigkeit augenscheinlich vollständig verdrängt und auf den Präparaten erscheint die Rectalblase als eine von einer kompakten Masse körniger, weißer (im reflektierten Lichte) Ablagerungen ausgefüllten Höhle, wie dieses auf den Zeichnungen Fig. 14, 20, 24, 26 in meiner oben erwähnten (Faussek 1909) Arbeit dargestellt ist. Dabei wird, dank den sich immer anhäufenden Excreten, die Rectalblase immer größer, wobei sie manchmal im Vergleich zur Größe des Abdomens auffallende, unproportionelle Dimensionen erreicht.

Es findet also während die jungen Spinnen sich innerhalb des Cocons befinden, keine Excretion, sondern eine Excreteliminierung einmal in den Geweben (in der Leber und in der Hauthypodermis) in Form von harten Körperchen statt (Guanin und schwarzes Pigment); teilweise findet aber auch in einer besonderen Höhle — der Rectalblase — die Anhäufung anfänglich einer bedeutenden Quantität von Flüssigkeit, später aber von harten Guaninkörperchen statt; letztere häufen sich zuletzt in einer so großen Menge an, daß sie die Flüssigkeit zu vertreiben scheinen[1].

E. Schlußfolgerungen.

In der oben angegebenen Arbeit sind von mir jene Excretions- und Eliminierungsprozesse beschrieben worden, die in der postembryonalen Entwicklung der Spinnen bei jungen, aus dem Ei geschlüpften Spinnen, welche jedoch noch im Cocon verbleiben, noch nicht

[1] Bei den Vögeln und Reptilien dient die Allantois zu allererst: »zur Aufnahme des von den Urnieren und Nieren abgeschiedenen embryonalen Harnes. Gegen Ende der Brutzeit nimmt diese Flüssigkeit beträchtlich ab, sie wird konzentrierter und enthält reichliche Niederschläge von harnsauren Salzen: der Hohlraum der Allantois ist dann gering und der Zwischenraum zwischen ihrem äußeren und inneren Blatte nur unbedeutend« (Schauinsland, H., 1902, S. 214).

angefangen haben, sich selbständig zu ernähren, und von dem noch vorrätigen in sie aus dem Ei übergegangenen Nahrungsdotter leben, beobachtet werden können. Eine Ausscheidung der Excrete, deren Entfernung aus dem Körper findet bei ihnen nicht statt, es häufen sich aber temporär, flüssige und feste Excrete in der Rectalblase an und feste Excrete werden als Guanin- oder wahrscheinlich Melaninkörnchen in Leber und Haut eliminiert.

Das Leben einer dem Ei entschlüpften jungen Spinne stellt jedoch die Fortsetzung des Lebens des sich im Ei entwickelnden Embryos dar. Vom morphologischen Gesichtspunkt aus ist es eine ununterbrochene, allmähliche Entwicklung — ohne Metamorphose, ohne jegliche schroffen Sprünge. — Nachdem der Embryo seine Eihülle verlassen hat, vervollkommnet sich allmählich seine Organisation; so sind zum Beispiel beim Ausschlüpfen aus dem Ei die Augen noch unpigmentiert, besonders aber wird der Mitteldarm oder, richtiger gesagt, dessen Seitentaschen — die »Leber« einer endgültigen Gestaltung unterworfen. Allmählich entwickelt sich der Geschlechtsapparat. Physiologisch sind die Existenzbedingungen des Embryos im Ei und die der jungen Spinne im Cocon, wenigstens hinsichtlich des Stoffwechsels, identisch. Die jungen Spinnen im Cocon nehmen ebenso wie die Embryonen im Ei keine Nahrung aus dem sie umgebenden Medium ein und scheiden außer gasartigen, keinerlei Stoffe aus, darauf habe ich in der genannten Arbeit ausführlich hingewiesen.

Bei jungen Spinnen jedoch findet unter diesen Bedingungen eine temporäre Anhäufung (in der Rectalblase), sowie auch eine Elimination ihrer Excretprodukte, welche in einzelnen Fällen bei einem ausnahmsweise langen Aufenthalt im Cocon äußerst große Dimensionen erreichen kann. Es ist unbedingt zu erwarten, daß auch vor dem Ausschlüpfen der jungen Spinne aus dem Ei im Embryo eine zeitweilige Anhäufung oder eine Elimination der Excrete stattfindet.

Kann jedoch der Gedanke zugegeben werden, daß sich im Embryo vor dessem Ausschlüpfen aus dem Ei keine Zerfallsprodukte bilden, oder daß sie auf ihrem Entstestehungsort innerhalb der Zellen oder zwischen den letzteren verbleiben (oder sich im Blut anhäufen)? Wenn dieser Gedanke nicht zugegeben werden kann, so müssen wir im Embryo diejenigen morphologischen Gebilde suchen, welche als Ort der Excretanhäufung dienen können.

Auf späteren Entwicklungsstadien des Embryos sind sie auch wirklich nicht schwer zu sehen. Der bei den jungen Spinnen

stattfindende Prozeß der Excretanhäufung beginnt bereits bei den Embryonen. Wie schon oben gesagt, fängt die Rectalblase schon beim Embryo an zu funktionieren; nach ihrer Bildung vergrößert sie sich allmählich und ununterbrochen und füllt sich mit Flüssigkeit an. Ihre Rolle eines Aufsammlers, eines temporären Behälters für anfangs flüssige, später feste Excrete, die sie bei jungen, im Cocon befindlichen Spinnen und später während des ganzen Lebens der Spinnen abspielt, beginnt bereits bei den Embryonen, in der Entwicklungsperiode. Der Ablagerungsprozeß der Guaninkörner in der Leber, welcher eine so große Rolle bei den im Cocon sich befindlichen jungen Spinnen — und im höheren oder kleineren Grade auch bei erwachsenen Spinnen — spielt, beginnt während der Embryonalperiode: bei reifen Embryonen beginnt schon während der letzten Zeit ihres Aufenthaltes im Ei, auf der Dotterperipherie in den künftigen Zellen der Leber ein Ablagerungsprozeß der Guaninkörnchen, ein Prozeß, welcher in der postembryonalen Periode sich nur verstärkt, jedoch bereits beim Embryo, bevor der letztere seine Hülle verläßt, seinen Anfang nimmt. — Die Ablagerung fester Guaninkörnchen beginnt jedoch erst ganz zumSchluß der Embryonalperiode; die Flüssigkeitsanhäufung in den Rectalblasen verläuft auch während der zweiten Hälfte der Embryonalperiode; wie vollzieht sich denn nun die excretorische Aktivität des Embryos während des früheren Embryonallebens? Können wir auch für diese Periode auf morphologische Gebilde hinweisen, welche in dieser oder jener Form zur Befreiung des Embryos von seinen Excreten dienen könnten?

Leider können wir darauf nur eine hypothetische Antwort geben: wir besitzen keine unwiderruflichen positiven Angaben. In der ersten Hälfte des Embryonallebens fehlen bei den Spinnen die festen exkretorischen Ablagerungen, an denen man ein zur Eliminierung dienendes Organ erkennen könnte, wie wir es so gut beim Embryo von *Blatta orientalis* mit seinen Ablagerungen harnsaurer Salze in der Fettkörperanlage zu sehen bekommen; es fehlen ebenfalls solche Organe, welche durch ihre unmittelbare successive Verbindung mit den Excretionsorganen erwachsener Spinnen die Möglichkeit einer Beurteilung ihrer excretorischen Funktion geben könnten. Wir sind gezwungen, uns auf Hypothesen zu beschränken und nach der Analogie zu urteilen.

Zu allererst müssen wir unsre Aufmerksamkeit den Cölomhöhlen zuwenden. Wie es oben erörtert worden ist, stellen die Cölomblasen Behälter für eine zeitweilige Flüssigkeitsanhäufung in isolierten Höhlen dar; ihre bedeutende und schnelle Entwicklung, ihre vollständige Isolierung vom Blutgefäßsystem, mit dessen Höhlen sie nie in

Kommunikation treten, geben Grund zu der Vermutung, daß die Flüssigkeit, die sich in ihnen anhäuft von den Zellen des Embryos und von derjenigen Flüssigkeit, welche sie alle umspült und ihr inneres Medium bildet, isoliert werden muß.

Den Cölomhöhlen der *Blatta*-Embryonen ähnlich, können auch die Blasen der Spinnen eine Art System von Eliminationsorganen flüssiger Excrete des Embryos darstellen.

Das weitere Schicksal dieser Blasen widerspricht nicht dieser Hypothese; — sie existieren nicht lange, ihre Höhlen fallen zusammen, ohne, allem Anschein nach, mit den Bluthohlräumen des Körpers in Kommunikation zu treten; die Zellen ihrer Wände dienen zum Aufbau der mesodermalen Organe (der Muskulatur). Es ist klar, daß das temporäre Organe sind, welche ihre Rolle während der ersten Lebenszeit des Embryos ausgespielt und sie andern Organen übergeben haben — es findet also die Ablösung eines Excretionsorgans durch ein andres statt; ein Prozeß, welcher so oft in der Entwicklungsgeschichte der Organismen beobachtet worden ist. Was können es nun für andere Organe sein? Außer der Rectalblase und den sich in Entwicklung befindenden das Guanin ansammelnden Zellen der Leber, gibt es nur noch eine Reihe morphologischer Elemente des Spinnenembryos, in denen man Excretionsorgane vermuten kann, das sind die Macrocyten. Sich aus den Mesodermzellen ausdifferenzierend, beginnen sie ungefähr gleichzeitig mit der Entstehung der Cölomhöhle zu erscheinen, dann vermehren sie sich rasch, um gegen Schluß der Entwicklung zu verschwinden oder sich zu vermindern. Ihre morphologische Bestimmung (prospektive Bedeutung) ist mir nicht vollkommen klar: bei einigen Spinnen (*Aranea*) konnte ich sie bei jungen Individuen im postembryonalen Stadium nicht finden — ihre Existenz beschränkt sich augenscheinlich ausschließlich auf die Embryonalperiode, bei anderen (*Lathrodectes*, *Agelena*) sind die Macrocyten auch bei jungen Spinnen, welche den Cocon noch nicht verlassen haben, in der Herzhöhle beobachtet worden, in welcher sie an den Wänden ansitzen; doch weisen diese Macrocyten Degenerationszeichen auf und unterliegen wahrscheinlich ebenfalls einem baldigen Zerfall. Wir müssen jedoch hinzufügen, daß bei einigen Spinnen (z. B. bei *Philaeus*) auch im erwachsenen Zustand Elemente, die dem Aussehen nach den degenerierenden Macrocyten der Embryonalperiode und der jungen Spinnen ähneln, an der inneren Herzwand angeordnet sind. An der inneren Herzwand der kleinen *Misumena*-Spinnen liegen in einer ununterbrochenen Lage Zellen, welche den Macrocyten ähnlich sind. Wenn man von der Be-

deutung der Macrocyten spricht, muß man sich der sogenannten »sauren Excretionszellen« BRUNTZS »néphrocytes à carminate«, welche im Organismus erwachsener Araneinen vorkommen, erinnern. Die Herkunft dieser Zellen ist unbekannt, gegen ihren möglichen Zusammenhang mit den Macrocyten spricht die Tatsache, daß die »néphrocytes à carminate« bei den erwachsenen Spinnen nur im Cephalothorax vorkommen (BRUNTZ, 1904). Wie dem auch sei, vom weiteren Schicksal der Macrocyten (ob sie gegen Schluß der Entwicklung vollständig schwinden, oder bestimmten morphologischen Elementen des Blutes oder der Herzwände den Ursprung geben) abgesehen, ist es unzweifelhaft, daß in der Embryonalperiode ihnen von Anfang an eine bestimmte physiologische Bedeutung zukommt; sie stellen einen funktionierenden Apparat des Embryos dar.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß sie sich an den Stoffwechselprozessen im Embryo aktiv beteiligen; es ist jedoch gewiß sehr schwierig sich aus den mikroskopischen Präparaten klar zu machen, worin diese Beteiligung besteht. Sich zuerst aus einer gemeinsamen Masse sozusagen indifferenter Mesodermzellen bildend, erreichen die Macrocyten anfänglich relativ große Dimensionen; zu dieser Zeit enthält ihr Plasma Stoffe, die Anilinfarben annehmen; sie sind infolgedessen zuweilen, bei kleineren Vergrößerungen, vom Dotter, welchem sie anliegen, schwer zu unterscheiden. Gerade dieser Umstand hat sicher SCHIMKEWITSCH veranlaßt, ihnen anfänglich die Abstammung von Dotterzellen zuzuschreiben und später sie als mesodermale, den Dotter auffressende Phagocyten anzusehen. Auf den Präparaten ist aber gewöhnlich zu beobachten, daß sich zwischen Macrocyten und Dotter eine Lage dünner flacher, die mesodermale Hülle des Mitteldarms (des Nahrungsdotters) bildenden Mesodermzellen befindet; es kann also von einem unmittelbaren Verschlingen des Dotters durch Macrocyten gar nicht die Rede sein. Es ist jedoch möglich, daß die Macrocyten das Nahrungsmaterial durch Absorption derjenigen Stoffe, welche durch die Dottermembran hindurchdringen, aufnehmen und es kann eine weitere Fortbewegung dieser Stoffe durch Macrocyten zugelassen werden, wonach letzteren eine ernährende Funktion zuzuschreiben wäre. Es muß jedoch bemerkt werden, daß die Tatsache einer dem Nahrungsdotter ähnlichen Färbung seitens der zu dieser Zeit im Macrocytenplasma eingeschlossenen Stoffe an und für sich nicht als Beweis dafür dienen kann, daß dieser Stoff in chemischer Beziehung mit dem letzteren identisch oder ihm nur ähnlich ist. Bald darauf verschwinden aber diese sich färbenden Stoffe aus den Zellen (außer bei Misumenea,

bei der die der Herzwand anliegenden Zellen einen gefärbten Inhalt besitzen) und dann erscheinen die Macrocyten als große, scharf konturierte, aber leere Zellen, welche von einer Flüssigkeit angefüllt sind und keinen gefärbten Inhalt, sondern einen nur unbedeutenden flockenartigen oder körnigen Niederschlag enthalten. Wie dem auch sei, es ist klar, daß die Macrocyten einen Herd energischer, für das Leben des Embryos unumgänglicher chemischer Prozesse vorstellen. Die energische und eigenartige Rolle, welche der Kern in den *Aranea*-Macrocyten spielt, sein typischer Zerfall und seine Zerstörung können gewiß nur zur Stütze dieses Gedankens dienen. Augenscheinlich stellen die Macrocyten temporäre embryonale Organe dar, welche beim Embryo an den Stoffwechselprozessen teilnehmen. Worin ihre Aktivität sich näher äußert, ob in der Ernährung, d. h. in der Umarbeitung des Nahrungsstoffes, oder im Stofftransportieren, d. h. in der Übertragung irgendwelcher Stoffe an andere Embryonalelemente oder vielleicht in irgendwelcher Form einer »inneren Secretion«, ist schwerer zu sagen, nicht ausgeschlossen ist natürlich auch die Möglichkeit einer Excretion — ihrer Anteilnahme an der Excreteliminierung gleichzeitig mit den Cölomhöhlen und nachher. — Ihre einreihige Gruppierung unterhalb der Herzens (wie bei *Aranea*) oder neben dem Herzen (wie bei *Philaeus*) oder sogar ihre Anordnung an der inneren Herzwand ermöglichen vollständig die Vermutung ihrer Ausscheidungsrolle — wenigstens in ihrem späteren Lebensstadium.

Es besteht unzweifelhaft eine gewisse Ähnlichkeit zwischen den Macrocyten der Spinnenembryonen und dem Fettkörper, wie wir den letzteren bei *Blatta*-Embryonen beobachtet haben. Der Fettkörper der Insekten stellt ein Organ des Stoffwechselprozesses im allgemeinen und vollen Sinne dieses Wortes vor — wie die Leber der Mollusken oder andrer Arthropoden; beim *Blatta*-Embryo beginnt die Funktion des Fettkörpers sofort nach seinem Erscheinen. Wann eigentlich in ihm der Fettablagerungsprozeß beginnt, kann ich nicht bestimmt sagen, obwohl es unzweifelhaft ist, daß die Fettablagerung bereits im embryonalen Fettkörper stattfindet. Der Ablagerungsprozeß der harnsauren Salze aber beginnt im embryonalen Fettkörper von *Blatta* gleichzeitig mit dem Erscheinen seiner ersten Zellen. Der Fettkörper wächst, sich aus den Cölomhöhlenwänden entwickelnd, in die Cölomhöhle ein, füllt sie vollständig aus und substituiert sie in dieser Beziehung, meiner Ansicht nach, an und für sich ein Eliminationsorgan darstellend. Die Macrocyten der Spinnen besitzen keine unmittelbaren Beziehungen zu den Cölomhöhlen; sie entstehen nicht aus den Wänden der letzteren,

sondern ordnen sich, sich aus den Mesodermzellen bildend, in der Nähe der Cölomhöhlen, besonders auf den Seiten des Embryos, zwischen Ectoderm und Dotter, an. Beim dorsalwärtigen Wachstum der Cölomhöhlen sind es augenscheinlich gerade die Macrocyten, welche durch ihren Druck zur Obliterierung der Cölomhöhlen, deren Wänden sie unmittelbar anliegen, ohne in die Höhle selbst einzudringen, führen. Das Obliterieren der Cölomhöhlen, das Verschwinden ihres Inhalts und das Zusammenfallen ihrer Wände ist vielleicht im selben Maße mit der Macrocytenentwicklung funktionell verbunden, wie das Obliterieren der Cölomhöhlen mit der Fettkörperentwicklung bei *Blatta*. Die Anordnung der Macrocyten an den Seiten des Embryos im engen Zwischenraum zwischen Dotter und Ectoderm; ihre dorsalwärtige in der Herzrichtung gehende Entwicklung, wobei jedoch ihrerseits keine unmittelbare Beteiligung an der Herz- und Blutkörperchenbildung stattfindet, erinnert stark an die Fettkörperentwicklung und das Wachstum des letzteren beim *Blatta*-Embryo. Es existiert eine bedeutende Analogie zwischen dem Fettkörper von *Blatta* und den Macrocyten der Spinnen wie vom Gesichtspunkt der topographischen Anatomie, so auch wahrscheinlich seitens ihrer physiologischen Aktivität. Während aber bei *Blatta* der Fettkörper des Embryos unmittelbar in den Fettkörper der Larve und des erwachsenen Tieres übergeht und dabei dieselbe physiologische Funktion fortsetzt, entsteht bei den Spinnen die Macrocytenreduktion vielleicht gerade im Zusammenhang mit der Leberentwicklung, welche letztere bei den Insekten fehlt und bei den Spinnen die Rolle eines Organs übernimmt, welches für Stoffwechselprozesse im Organismus dient und unter anderen auch eine eliminierende Rolle — die Rolle eines Excretanhäufers — spielt.

Das Verdrängen der anfänglich mit einem flüssigen Inhalt angefüllten Cölomhöhlen bei *Blatta* durch mit harnsauren Concrementen gefüllte Zellen stellt vom physiologischen Gesichtspunkt aus eine Analogie mit denjenigen Prozessen vor, welche bei der Entwicklung und dem Funktionieren der Rectalblase in der embryonalen und postembryonalen Periode bei den Spinnen stattfinden: anfänglich häuft sich in der Rectalblase flüssiger Stoff an; allmählich jedoch findet im letzteren eine Ablagerung fester Excretteile (Guaninkörner) statt; es werden ihrer so viele, daß allmählich der flüssige Inhalt durch den festen vollständig verdrängt wird. In beiden Fällen geht, wenn auch in verschiedener Weise eine Substitution des flüssigen Secrets durch ein festes vor sich. — Es ist mir nicht gelungen die Voraussetzung, daß die Macrocyten gegen Schluß der Entwicklung Fettzellen dar-

stellen und einer fettigen Ausartung unterworfen werden, zu prüfen, da die mit Flemmings oder Hermanns Flüssigkeit fixierten Spinneneier (welche übrigens in kleiner Zahl vorhanden waren) keine befriedigenden Präparate gegeben haben.

Nach Wagner (1894) entstehen bei den Milben (*Ixodes*) die Excretblase (Rectalblase) so wie auch die Excretionsorgane (»Malpighische Gefäße«) anfänglich als feste Zellanlagen, später wird innerhalb der Anlagen der Malpighischen Gefäße eine Höhle gebildet und in ihnen beginnt sich ein »undurchsichtiges, weißes, körniges Secret« auszuscheiden, welches bei den lebendigen Embryonen als weiße Streifen (es findet unzweifelhaft eine Guaninablagerung statt, v. F.) durchschimmert. Erst später treten sie mit der excretorischen Blase, in welcher eine Höhle erscheint und in welche dann aus den Malpighischen Gefäßen excretorische Ablagerungen gelangen, in Verbindung. Die Larven, welche Wagner als Beobachtungsobjekt dienten, lebten, nachdem sie dem Ei entschlüpft waren, 2 Wochen lang ohne ihre Excrete nach außen auszuscheiden, und die täglichen Beobachtungen dieser Larven haben gezeigt, daß die Blase sich nicht nur nicht vermindert, sondern im Gegenteil, sich allmählich vergrößert, eine verhältnismäßig bedeutende Größe erreicht und ein Drittel der unteren Oberfläche des Abdomens der Larve einnimmt (S. 95, Sonderabdruck). Also genau so, wie es bei den Spinnen der Fall ist. Bei reifen Milbenembryonen beschreibt ebenfalls Wagner in ihren späteren Embryonalentwicklungsstadien besondere »typische, blasige, dem äußeren Anschein nach drüsige Riesenzellen«, deren Bedeutung unbekannt ist; und welche bei den ausgeschlüpften Larven fehlen. Wagner schreibt ihnen vorzugsweise eine excretorische Bedeutung zu (»sie absorbieren temporär aus der Flüssigkeit . . . Stoffwechselprodukte« — S. 135). Nach den Beschreibungen und Zeichnungen Wagners zu urteilen, sind bei den Milben die Cölomhöhlen schwach entwickelt und verschwinden rasch.

V. Über die Excreteliminierung.

Wir beobachten in der ganzen Tierwelt in ihren verschiedenen Entwicklungsstufen die Fähigkeit der Organismen sich in zweifacher Weise von den im Zellplasma sich bildenden Zerfallsprodukten oder von verschiedenen in den Zellen entstehenden, für den Organismus giftigen Stoffen, oder endlich, von den in den Organismus auf verschiedenen Wegen von außen eindringenden, wie indifferenten, so auch schädlichen Stoffen, zu befreien: sie werden entweder durch speziell dazu angepaßte Organe entfernt, oder für eine mehr oder minder längere Zeit oder auch für die ganze Lebensdauer in besonderer Form und in besonderen dazu geeigneten Organismenteilen im Organismus selbst zurückgehalten.

Das einfachste und allbekannte Beispiel einer solchen temporären Innehaltung der Produkte der eignen Tätigkeit des Organismus in demselben stellt die Harnblase dar, in welcher temporär sich die Ausscheidungen der Nieren anhäufen, um in bestimmten Zeiträumen aus ihr

entfernt zu werden. Als eine spezielle Einrichtung zur Aufbewahrung der Excretprodukte erscheint die äußerst schwache Inbibitionsfähigkeit der Harnblasenwand (bei Wirbeltieren): eine gesunde, unverletzte Blasenschleimhaut absorbiert die in ihrem Inhalt aufgelösten Stoffe nicht (vgl. HAMBURGER, 1904). Selbstverständlich müssen wir diese Fähigkeit auch in allen übrigen Fällen von Excretionshöhlenbildung annehmen.

Die Excrete brauchen aber auch nicht aus dem Organismus entfernt zu werden, sondern können, in einen unschädlichen Zustand gebracht, oder in besonderen Räumen, wo sie keine tonische Wirkung auf den Organismus ausüben können, eliminiert in letzteren verbleiben. Dabei erlangen die eliminierten Excrete, secundär als Pigmente, eine hohe biologische Bedeutung, worauf zuerst EISIG (1887) hingewiesen hat.

Der Stoffwechsel bei den Pflanzen, wenigstens bei den höheren, ist wesentlich von demjenigen der Tiere dadurch unterschieden, daß die Zerfallsprodukte der stickstoffhaltigen Stoffe nicht ausgeschieden, sondern von Neuem verarbeitet und als Nahrungsstoff benutzt werden. Aber auch bei den Pflanzen werden zahlreiche Fälle der Eliminierung verschiedener »Reste« und Nebenprodukte des Stoffwechsels beobachtet. Als eines von solchen Produkten bei den Pflanzen wird zum Beispiel die Oxalsäure, die giftige Eigenschaften hat, gebildet, wird aber vom Pflanzenorganismus nicht entfernt, sondern tritt mit Calcium in Verbindung und bleibt in den Zellen als Kristalle oxalsauren Calciums erhalten. — Als Stelle für die verstärkte Ablagerung der zu eliminierenden Körper dient bei den Pflanzen die Zellmembran; in den älteren Zellen findet bei der Verdickung und der Verholzung ihrer Membranen die Ablagerung von Mineralsalzen und verschiedenen Körpern, welche als Restprodukte des Stoffwechsels betrachtet werden, statt (JICKELI, 1902, S. 122; STRASBURGER, JOST, SCHENK, KARSTEN, 1910).

In der Tierwelt treffen wir bereits bei den Infusorien sowohl eine Flüssigkeitsabscheidung, mittels welcher aus dem Zellsack Zerfallprodukte wahrscheinlich entfernt werden (die kontraktile Vacuole), so auch die Anhäufung im Sarc von Stoffwechselprodukten, in Form von festen Excretkörperchen, Und bereits bei den Infusorien wird diese Excretkörperchenanhäufung in der Farbe des Tieres reflektiert, d. h. die Excrete spielen gleichsam die Rolle eines Pigments. Die Paramäcien, die viele solcher Excretkörperchen in sich enthalten, scheinen bei durchfallendem Licht dunkel, pigmentiert, während sie beim reflektierten Licht weiß erscheinen, ähnlich den mit Harnsäureconcrementen angefüllten *Blatta*-Embryonen.

Die Excrete in den Organismen der Metazoa, die Zerfallsprodukte der Albumine, welche erstere am verbreitesten und typischsten durch Harnsäure und ihre Salze, durch Guanin und Harnstoff vertreten sind —

können als wässerige Lösung mit Hilfe von Excretionsorganen verschiedener Typen — Protonephridien, Nephridien, Nieren und vielen andern — ausgeschieden werden, sich fortwährend in gewissen Zwischenräumen aus dem Organismus entfernen, ohne im letzteren lange aufgehalten oder in ihm erhalten zu bleiben.

Wir haben aber eine lange Reihe von Beispielen, wo die Excrete der Organismen sich im letzteren ablagern, in ihm, in verschiedenen Organen eliminiert aufgehalten und nur sehr langsam oder auch gar nicht ausgeschieden werden. In den meisten Fällen findet die Elimination der Excrete als feste Körper statt; eine Elimination flüssiger Excrete ist aber auch möglich.

Ich gebe einige, teilweise allgemein bekannte Beispiele an:

1) Bei *Porpita* (Siphonophora) lagert sich das Guanin im Entoderm ab (Chun). (Kölliker, Gegenbaur und Müller, 1853.)

2) Bei *Sipunculus* sind in der Haut Ablagerungen von harnsauren Salzen zu finden.

Bei den Anneliden finden die Eliminationsablagerungen der Excretprodukte (des Guanins und der Harnsäure) in verschiedenen Zellen des Peritonealgewebes (in den »Chloragogenzellen«) und in andern Organen in äußerst großem Maße statt. Solche Ablagerungen werden lebenslänglich oder wenigstens auf lange Frist erhalten (Willem et Minne, 1899—1900). Schaeppi (1894) hat die Anwesenheit des Guanins in den Chloragogenzellen (des Peritonealgewebes) bei *Ophelia radiata* nachgewiesen

Nach Eisig (1887) werden bei den Capitelliden die von den Nephridien abgeschiedenen Guaninkörnchen nicht nach außen entfernt, sondern werden in der Haut, wo sie die Rolle des als Färbung dienenden Pigments spielen, abgelagert.

Die lebenslängliche Ablagerung der Excretkörperchen (oftmals als »Pigment«) in der Haut, im Bindegewebe und in verschiedenen Organen ist für Echinodermata, verschiedene Polychaeta und Oligochaeta und Mollusca (siehe Cuénot [1900] und ebenda die Literaturangaben) beschrieben worden. «Ce mode d'excrétion bâtard», sagt Cuénot, «qui occupe d'abord des cellules rénales puis un grand nombre de phagocytes pour aboutir finalement à encombrer les tissus d'une quantité considérable de granules solides, augmentant graduellement avec l'âge, est un des exemples les plus saississants que je connaisse d'organes à fonctionnement imparfait, d'organes mal construits et mal compris, si je puis employer cette expression quelque peu anthropomorphique. L'encombrement de tous les organes par

ces dépôts solides, encombrement qui est poussé à un point si extraordinaire chez un vieil Oursin où une vieille Holothurie par exemple, doit beaucoup contribuer à déterminer la mort des individus par destruction de la coordination nécessaire entre les diverses cellules de l'organisme» (p. 87).

Wie oben schon erwähnt, dient bei vielen Insekten als Eliminationsorgan der Excretion der Fettkörper, indem sich in demselben harnsaure Salze ablagern. Die harnsauren Salze können auch in der Haut (SUSSLOW, 1906) angesammelt werden; es können sogar, mit Hilfe der Leucocyten feste, unlösbare, in die Leibeshöhle eingespritzte Körper (Tusche) in der Haut und sogar im Chitin (SUSSLOW) aufgespeichert werden.

Bei *Cyclostoma* (*Gastropoda prosobranchia*) ist in der Niere (im BOJANUSschen Organ) keine Harnsäure vorhanden. Dagegen befindet sich neben dem Darm ein geschlossenes Zellorgan, welches keine ausführende Öffnung besitzt und eine Anhäufung geschlossener, eine Menge harnsaure Concremente enthaltender Röhrchen oder Lappen vorstellt (s. GARNAULT, 1887); außer den Concrementen sind nach GARNAULT auch Bakterien in diesen Organen enthalten, was eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Fettkörper von *Blatta* vorstellen würde. Ähnlich geschlossene Zellorgane, ohne Ausführungsöffnung, deren Zellen harnsaure Concremente enthalten, befinden sich bei *Carinaria mediterranea* (Heteropoden, S. FAHRINGER, 1903; vgl. GLASER, 1906, *Fasciolaria*). Bei einigen schon erwachsenen Milben stellen die Excretionsorgane geschlossene Blasen ohne Ausführungsöffnung dar, in denen die Excrete sich anhäufen und nicht nach außen entfernt werden (BRUCKER, 1901). Bei vielen Spinnen findet, wie es von mir ausführlich beschrieben worden ist, die Guanineliminierung in den oberflächlichen Zellen der Darmtaschen (der Leber) statt (FAUSSEK, 1909).

Alle angeführten Beispiele stellen Fälle einer Elimination fester Excrete vor, es sind aber im Tierreich auch solche Erscheinungen wie die Elimination der im Körper eingeschlossenen flüssigen Excrete ohne darauf folgende Ausscheidung derselben bekannt. Derartig sind die Excretionsorgane der Ascidien (es war oben von ihnen die Rede). Diese Organe nehmen die Form geschlossener Blasen an, in denen Flüssigkeiten und feste Excremente während der ganzen Lebensdauer eingeschlossen sind und nie nach außen ausgeschieden werden. In diesem Falle stimmt der Begriff »Niere« mit dem Begriff »Harnblase« überein. Eine Harnblase, die sich nie entleert, ist eine Erscheinung, die in der Natur vorkommt. Zweifellos muß auch in diesem Falle die Wand des Organs einer unumgänglichen Forderung gerecht werden — sie muß

ähnlich den Wänden der Harnblase bei den Wirbeltieren, die in ihm eingeschlossene Flüssigkeit nicht durchlassen, nicht absorbieren.

Zu derselben Erscheinungskategorie — der excretorischen Elimination — muß, meiner Meinung nach, die Blasenbildung des blasigen Stadiums der Bandwürmer (*Cysticercus*, *Echinococcus*) gehören. Die Gründe, welche mich zu einem derartigen Urteil veranlassen, sind von mir andern Ortes (Faussek, 1906) erörtert worden.

Die Erscheinung der excretorischen Eliminierung erreicht ungewöhnliche Dimensionen, wenn wir noch die Abscheidung der Excretprodukte in Pigmentform beachten. Eisig ist es gewesen, der zuerst seine Aufmerksamkeit darauf richtete, daß in sehr vielen Fällen die »Pigmentierung« des Tieres oder irgendwelcher Teile desselben von den Ablagerungen fester Excretprodukte abhängt. Besonders groß ist die Rolle, welche das Guanin als excretorisches Pigment spielt; von ihm hängt die weiße und gelbe Färbung der Spinnen dort ab, wo es außer in der Leber manchmal auch noch in der Haut aufgespeichert wird. Es spielt eine bedeutende Rolle in der Färbung der drei niedrigsten Wirbeltierklassen. Bei den Wirbeltieren wird es auch im Bauchfell aufgespeichert, ebenda wo sich das bei den Wirbeltieren gewöhnliche Pigment — das Melanin — in vicarierenden Verhältnissen zum Guanin (Faussek, 1909) ablagert.

Wenn wir mit Eisig und vielen andern Autoren das Melanin und die melaninartigen Pigmente der Wirbellosen für Excretprodukte annehmen, so wird der Eliminationsprozeß fester Excretprodukte durch Aufspeicherung der letzteren im Tierorganismus selbst in derartig großer Bedeutung dank seiner Verbreitung und seinen Dimensionen vor unsern Augen erscheinen, wie es die Physiologen gewöhnlich gar nicht vermuten.

Über den excretorischen Charakter der Pigmente bei den Tieren siehe außer Eisig auch noch Jickeli: »Die Unvollkommenheit des Stoffwechsels im Kampf ums Dasein« 1902, S. 123. Bei der Besprechung der Pigmente bei Wirbeltieren auf Grund eines kombinierten Referats Rabls und beim Hinweis auf die excretorische Bedeutung des Guanins, äußert sich Jickeli dahin, daß auch die übrigen Pigmente der Wirbeltiere (so besonders das Melanin) wahrscheinlich zu den Excretprodukten in Beziehung stehen — was mir, als ich meine Arbeit über das Guanin bei den Spinnen schrieb, noch nicht bekannt war. Jedenfalls habe ich aber bloß von Guanin und Melanin gesprochen, nicht aber von andern Pigmenten! (das Lipochrom). Es ist bemerkenswert, daß den Pflanzpigmenten auch ein excretorischer Charakter zugeschrieben wird: »Wenn auch nur in geringen Gewichtsmengen vorhanden, so machen sich die Farbstoffe und ätherischen Öle unserm Gewichts- und Geruchssinn doch besonders auffällig bemerkbar. Sie stellen augenscheinlich nur Neben- und Endprodukte des Stoffwechsels dar,

denen, wenn man vom Chlorophyll absieht, in der Pflanze selbst keine bedeutende Rolle mehr zufällt, die aber der Tierwelt gegenüber ganz besonders hervortreten und dadurch dem Gedeihen der Pflanzen, sei es durch Anlockung der Tiere (in Blüten und Früchten) oder durch Abstoßung derselben (als Schreckfarben) förderlich werden« (Strasburger, Jost, Schenk, Karsten, 1910, S. 203). Äußerst bemerkenswert ist die Analogie wie in physiologischer, so auch in biologischer Hinsicht. Es ist noch zu erwähnen, daß bei der Eliminierung fremder, in den Organismus eingedrungener Körper die Phagocytose oft eine bedeutende Rolle spielt. Erwähnt seien auch noch die pathologischen Eliminationsformen: die Gicht und die Sklerose.

Nun können wir zu der am Anfang dieser Arbeit gestellten Frage zurückkehren. Der im Ei sich entwickelnde Embryo ist ebenfalls ein lebendes Tier; gleichzeitig mit den morphogenetischen Prozessen finden in ihm auch die physiologischen Prozesse der Ernährung und des Stoffwechsels statt. — Er atmet, er ernährt sich, zweifellos werden in ihm auch Zerfallsprodukte gebildet. Wie befreit er sich dann von letzteren? Wenn die Embryonalentwicklung nicht von langer Dauer ist, und wenn nach kurzer Zeit aus dem Ei eine noch wenig entwickelte Larve herauskommt, so können sich gewiß temporäre Excretionsorgane, welche die Excrete der Larve nach außen ausscheiden, bilden. Wenn sich eine innige Verbindung des Embryos mit dem Blutstrom der Mutter, in deren Körper er sich entwickelt (*Mammalia deciduata*) bildet, so können die Stoffwechselprocesse — einschließlich die der Excretion — vermittels des mütterlichen Blutes stattfinden. Wenn aber der Embryo, sich innerhalb des Eies entwickelt und die definitive, höchst komplizierte Organisation erreicht, wenn, infolgedessen, die Embryonalentwicklung lange dauert, und die letztere dabei unter völliger Isolierung des in eine feste Membran eingeschlossenen Embryos verläuft, dann ist die Entfernung der stickstoffhaltigen Zerfallsprodukte aus dem Embryo unmöglich, sie findet auch in Wirklichkeit nicht statt, wie es die am Anfang dieser Arbeit erwähnten Experimente einiger Physiologen zeigen.

Es ist nur ein Weg möglich, auf welchem der Embryo der Gefahr einer Selbstvergiftung entgehen kann — nämlich die Elimination der stickstoffhaltigen Zerfallsprodukte im Körper des Embryos selbst entweder in fester Form — als Excretkörner, excretorische Pigmente, oder als Flüssigkeit — in geschlossenen, von dem sich entwickelnden Blutgefäßsystem isolierten Embryonalblasen (denjenigen der Ascidien ähnlich). Diese beiden Eliminationsformen lassen sich augenscheinlich auch wirklich beobachten. Also geschieht in den von mir oben

angegebenen Beispielen die Elimination fester Excretprodukte — bei *Blatta* als Ablagerungen harnsaurer Concremente im Fettkörper, sobald der letztere enstanden ist, bei den Spinnen — als Guanin- oder Melaninablagerungen. Tatsächlich fängt bei den Spinnen die Guaninablagerung in der Leber gegen Schluß der Embryonalentwicklung an und verläuft hauptsächlich während der postembryonalen Periode, in welcher die jungen Spinnen sich innerhalb des Cocons aufhalten; es wurde aber bereits darauf hingewiesen, daß in physiologischer Beziehung, vom Gesichtspunkte des Stoffwechsels aus, die im Cocon eingeschlossenen jungen Spinnen sich immer noch in denselben Existenzbedingungen befinden, wie die sich im Ei entwickelnden Embryonen: sie nehmen keine Nahrung von außen an und scheiden keine Excrete aus. Zur Eliminierung der flüssigen Excretprodukte müssen, wie ich vermute, die Cölomhöhlen dienen, welche als ein System isolierter, geschlossener, mit dem Blutgefäßsystem nie kommunizierender Blasen aufzufassen sind. Sie werden in den frühen Perioden der Embryonalentwicklung gebildet, als temporäre Excretionsbehälter nicht lange (so ist es in unserem Falle — bei *Blatta* und bei den Spinnen) und verschwinden später, indem sie, ihrer physiologischen Bedeutung nach, durch andre Organe des Embryos ersetzt werden. Bei den Cephalopoden (*Loligo*) dagegen bleibt die Cölomhöhle bis zum Entwicklungsschluß erhalten, indem sie allmählich größere Dimensionen annimmt und sich von der in ihr enthaltenen Flüssigkeit befreiend unverzüglich nach dem Ausschlüpfen des Embryos aus dem Ei zusammenfällt (Faussek, 1901).

Jedenfalls — ist meine Erklärung richtig oder unrichtig — bleibt das physiologische Postulat, daß die im Ei sich entwickelnden Embryonen sich in irgend welcher Weise zu den sich in ihnen bildenden Excreten verhalten müssen und die Embryologie muß die Antwort geben: welche morphologischen Gebilde ihm zu diesem Zwecke dienen.

VI. Anhang.

Die von mir hier auseinandergesetzten Anschauungen über die excretorische Bedeutung der Cölomhöhlen bei den Embryonen der *Metazoa coelomata* sind von mir zuerst in den Jahren 1897—1901 in meiner Untersuchung über die Entwicklung der Cephalopoden ausgesprochen worden. Die von mir dort angeführten Beobachtungen und Argumente erscheinen mir im großen und ganzen bis jetzt noch als richtig begründet, obwohl sie einer scharfen Kritik von Meyer (1901) und Lang (1903) unterworfen worden sind. Ich halte es weder für möglich noch für nötig sie hier zu wiederholen. Die in meiner

jetzigen Arbeit angegebenen embryologischen Tatsachen können, scheint es mir, vom Gesichtspunkt der von mir entwickelten Anschauungen über die excretorische Bedeutung des Cöloms in der Embryonalperiode aus in befriedigender Weise erklärt werden, sie stellen ein weiteres Argument dieser »Nephrocöltheorie« vor. In diesem Anhang will ich nur einigen kritischen Bemerknngen und neuen Literaturangaben Platz geben. 1) Von der großen Anzahl von Einwendungen, die mir Meyer (1901) gemacht hat, muß ich eine als richtig anerkennen. Ich gab in meiner Arbeit an, daß im Herzen und in den Gefäßen des *Loligo* Embryo sich bei der Bearbeitung ein dichter Niederschlag bildet, welcher sich energisch mit Anilinfarben färbt, während im Cölom (in der Pericardialhöhle) kein Niederschlag gebildet wird und erklärte es durch Fehlen der Albumine in der Flüssigkeit der Pericardialhöhle (S. 121 der deutchen Arbeit). Meyer hat ganz richtig darauf hingewiesen, daß das Fehlen des Niederschlags allein das Fehlen von Albuminen nicht beweist und daß in den Gefäßen der Wirbeltiere auf den Präparaten kein gefärbter Niederschlag vorzufinden ist. Augenscheinlich geben nur gewisse, bestimmte Albumine einen dichten Niederschlag, welcher, außer bei *Cephalopoda*, z. B. bei den *Blatta* Embryonen, bei einigen Spinnen, einigen *Oligochaeta*, sehr bedeutend ist. Einen sich sehr stark färbenden Niederschlag geben spezielle Albumine, nach Meyers Vermutung, Respirationsalbumine.

Andrerseits jedoch erweist es sich, daß die Albumine normal im Harn einiger Wirbellosen vorkommen, nämlich bei den Cephalopoda. Nach Fürth befindet sich im Harn von *Octopus* ungefähr 0,1% Albumin; er bezeichnet diese Erscheinung als physiologische Albuminurie (Fürth, 1900).

Bei einigen Käfern sind in den Malpighischen Gefäßen außer der Harnsäure auch immer Albumine enthalten. Es sind jedoch die Malpighischen Gefäße zweifellos Excretionsorgane.

Dieser Umstand widerlegt Meyers Bemerkung, daß das Cölom kein Excretionsorgan sein kann, weil sich in ihm auch Albumine befinden.

Darum widerspricht nicht das Vorfinden der Albumine im Pericardium der Chitone (Tiele) der Anschauung, daß das letztere einen Teil des Excretionsapparates darstellt.

2) In meiner Arbeit habe ich Beweise, die dafür sprechen, daß die Cölomhöhlen der Wirbeltiere während der Embryonalentwicklung der letzteren eine excretorische Rolle spielen, angeführt und habe viele Autoren, welche früher ähnliche Anschauungen ausgesprochen haben, zitiert. In der letzten Zeit ist die Frage des Urogenitalapparates der

Wirbeltiere durch Felix und Bühler in Hertwigs »Handb. d. vergl. und experim. Entwicklungslehre der Wirbeltiere« bearbeitet worden (1906). Obwohl Felix die Anschauung der Gonocöltheorie vertritt, erkennt er dennoch die ursprüngliche excretorische Bedeutung der Leibeshöhle bei den Wirbeltieren gleichzeitig an. »Als primitivstes Harnorgan haben wir fraglos die Leibeshöhle selbst anzusehen. Das Epithel der Leibeshöhle genügte bei den Aufgaben eines Harnorgans; jede einzelne Zelle funktionierte als Nierenepithel, die Zellen in ihrer Gesamtheit bildeten eine Membran, welche durchlässig war für Wasser. Das Wasser wieder wurde an der Membran durch das Gefäßnetz herangebracht; es ist also die filtratorische Funktion des Excretionssystems gebunden an seine Verbindung mit dem Gefäßsystem.« (S. 83). Im Kapitel über die Entwicklung der Geschlechtsdrüsen, sagt Felix: »Bisher nahm man an, daß die Genitalzellen besonders differenzierte Cölomzellen seien, neuerdings mehren sich aber auch bei Wirbeltieren bis hinauf zu den Amnioten die Beobachtungen einer besonderen Abstammung.«

Diese beiden Annahmen sind schwer mit der Gonocöltheorie in Verbindung zu bringen.

3) In der letzten Zeit sind zwei Arbeiten über die Embryologie der Cephalopoden erschienen, welche meine Beobachtungen und besonders die von mir ausgesprochenen Anschauungen über die Bedeutung der Cölomhöhle kritisierten — Distaso (1908) und Naef (1909). Distaso's eigne Beobachtungen wurden durch Naef der Kritik unterworfen und in ihrem bedeutendsten Teil widerlegt. Was seine Kritik der Nephrocöltheorie anbetrifft, so muß ich sagen, daß er einfach die Frage nicht versteht. Meine Vermutung, daß in der Pericardialhöhle des Embryos die Flüssigkeit angehäuft ist, welche zu der Zeit von den Nieren ausgeschieden wird, erwähnend, sagt Distaso: «dovrebbe il Faussek poter dimostrar che il rene nasce prima del celome nell' ontogenia e nell' filogenia» . . . Was für meine Theorie, nach welcher das Cölom ein vollkommen selbständiges embryonales Gebilde ist, gar nicht nötig ist. Weiter: «certo il Faussek no ha pensato né ai Platodi, né agli Annelidi, né ai Molluschi con rene primitivo»; man könnte vermuten, daß der Verfasser meine Arbeit nicht gelesen hat, weil ich da ganz genügend ausführlich von den Protonephridien, Metanephridien und ihren Unterschied, welcher sich aus den Beziehungen zu der primären (Bluthöhle) und sekundären (Cölom) Leibeshöhle ergibt, spreche. Und dann: «e poi una teoria fissiologica non deve cossare con paradossi, quale sarebbe quello che un tessuto potesse compiere evoluzioni in

presenza di una sostanza escreta, come se questa fosse composta di vitello nutritivo». Darin eben liegt der Sinn meiner Theorie, daß ich in den Cölomhöhlen eine Anpassung zur temporären Befreiung des Embryos von den sich in ihm anhäufenden Excreten sehe. Oder glaubt vielleicht Distaso, daß im *Sepia*-Embryo, welcher gegen Schluß der Entwicklung eine Länge von etwa 10 mm erreicht, welcher hoch organisiert ist und eine große Menge von Nahrung (Nahrungsdotter) einnimmt, während der ganzen Zeit keine Excrete gebildet werden? Oder verbleiben sie die ganze Zeit im Blut? Oder werden sie während der ganzen Entwicklungszeit ins Wasser ausgeschieden? Nun, das muß noch alles bewiesen werden. Zum Schluß noch ein kleines, aber typisches Detail. Am Anfang seiner Arbeit gibt der Verfasser an, daß viele seiner Beobachtungen über *Sepia* vollständig mit denjenigen von Bobretzky über *Loligo*, nicht aber mit den meinigen übereinstimmen. Dabei sagt er, er habe Bobretzky's Arbeit nicht in Händen gehabt und habe sich nur meiner Angaben bedient («intanto mi servo del sunto, che il Faussek ne ha dato»). Also hat er sogar die vorzüglichen Zeichnungen Bobretzkys nicht gesehen. Er hätte Bobretzky deshalb nicht gesehen, weil er ihn in der Bibliothek nicht finden konnte («quantunque ne abbia fatto richiesta a parecchie biblioteche»). Distaso hat in Neapel gearbeitet und spricht seinen Dank an Prof. Dohrn dafür aus, daß der letztere ihm alle Mittel zur Beendigung seiner Arbeit zur Verfügung gestellt hat. Folglich konnte er Bobretzkys Arbeit aus der Bibliothek der Zoologischen Station, wo sie unter der Litera 10 und 14 steht, bekommen; eine auf deutsch verfaßte Erklärung der Figuren ist ihr beigelegt. Naef sagt, indem er meine Beobachtungen kritisiert, daß »die Verwertung der mangelhaften Beobachtungen für die sogenannte Nephrocöltheorie natürlich nur äußerst ungünstig beurteilt werden kann« (S. 225). Die Sache ist die, daß, nach meinen Beobachtungen die Pericardialhöhlen- und Nierenanlage jederseits von Anfang an (seit ihrem Entstehen) miteinander in Verbindung stehen. Nach Naef entstehen diese beiden Anlagen ganz selbständig und die Kommunikation zwischen ihnen tritt später auf.

Es ist gewiß möglich, daß ich mich irren konnte, welche Beziehung hat es aber zu meinen theoretischen Anschauungen? Gar keine. Die Cölomhöhlen können ohne jegliche Beziehung zu den Nieren entstehen, wie es zum Beispiel bei den Insekten der Fall ist; bei den Cephalopoda steht die Cölomhöhle jedoch mit den Nieren in Verbindung — auch wenn sich diese Verbindung erst später feststellt —, also kann die sich in der ersteren befindende Flüssigkeit am Ende durch die

Nieren, wie ich es vermutete, entfernt werden. Nur habe ich früher gedacht, daß das in der letzten Entwicklungszeit stattfindet, jetzt aber bin ich eher geneigt zu glauben, daß es nur unmittelbar vor dem Ausschlüpfen, oder während des Ausschlüpfens des Embryos aus dem Ei stattfindet. Anderseits mußte NAEF, ein Schüler LANGS, anerkennen, daß die Gonadenanlage von *Loligo* sich unabhängig von Peritonealepithel bildet, daß das Herz unabhängig vom Pericardium entsteht, seine Wände werden nicht vom »Cölothel« gebildet und auch, daß er keinen »Darmsinus« bei den *Loligo*-Embryonen gefunden hat. Vielleicht sind diese Beobachtungen auch »äußerst ungünstig« für andre Theorien — die Gonocöl- und Trophocöltheorie? Nun, gewiß nicht; sie zeigen nur, daß die Cephalopoden, dank ihrer »sekundär vermischten Entwicklungsweise«, für derartige Betrachtungen nicht geeignet sind. Wenn die Tatsachen zu den Theorien nicht passen — tant pis pour les faits; lassen sie ihre Theorie gehen — die Theorie kann ihrer leicht entbehren.

Der Darmsinus wird bei der Embryonalentwicklung um den Darm herum gebildet, während in dem sich entwickelnden Darmentoderm der Verdauungs- und Absorptionsprozeß desjenigen Nahrungsmaterials, welches im Ei enthalten war, stattfindet. Bei den Cephalopoden ist die eigentliche Mitteldarm- (und Leber-)anlage eine Neubildung, wird nicht aus dem Entoderm gebildet und hat keinen Anteil an der Ernährung des Embryos, darum kann bei ihr kein Blutsinus entstehen. Das Entoderm dient bei *Loligo* gänzlich zum Ernähren des Embryos, indem es eine zellige Hülle des Dotterorgans (membrane perivitelline) bildet. Der in die entodermale Hülle eingeschlossene Dotter stellt gleichsam einen primären Darm vor, welcher bei den entwickelten Tieren durch einen vollständig neuen aus einer unabhängigen Anlage entstehenden Darm ersetzt wird. Nimmt man diese Ansicht, welche ich in meiner Arbeit vertrete, an, so kann man den perivitellinen Sinus des Embryos, den pulsierenden Sinus des Dottersacks mit dem Darmsinus derjenigen Tiere vergleichen, bei denen das Entoderm, welches zur Ernährung des Embryos dient zur gleichen Zeit auch den definitiven Darm bildet. Aber gewiß hat dieser Darm- (oder Dotter-)sinus bei *Loligo* keine Beziehung zur Bildung des Herzens.

Literaturverzeichnis.

F. BLOCHMANN, Über das regelmäßige Vorkommen von bakterienähnlichen Gebilden in den Geweben und Eiern verschiedener Insekten. Zeitschr. f. Biologie. Bd. XXIV. 1887—88.

A. BRAUER, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Skorpions. II. Teil. Diese Zeitschr. Bd. LIX. 1895.

E. Brucker, Monographie de Pediculoides ventricosus. Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique. Tom. XXXV. 1901.

Bruntz, Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Arthropodes. Archives de Biologie. Tom. XX. 1904.

Cholodkowsky, Die Entwicklung von Phyllodromia germanica. Mém. Acad. Pétersbourg (7) Tom. XXXVIII. 1891.

Cuénot, Etudes physiologiques sur les Orthoptères. Archives de Biologie. Tom. XIV. 1895.

— L'excrétion chez les mollusques. Archives de Biologie. Tom. XVI. 1900.

W. Dahlgrün, Untersuchungen über den Bau der Excretionsorgane der Tunicaten. Arch. mikr. Anat. Bd. LVIII. 1901.

A. Distaso, Studii sull' embrione di Seppia. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Ontog. Bd. XXVI. 1908.

Eisig, Die Capitelliden. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Bd. XVI. 1887.

J. Fahringer, Über das Vorkommen einer Speicherniere bei Carinaria mediterranea. Zool. Anz. Bd. XXVII. 1903.

K. Farcas, Beiträge zur Energetik der Ontogenese. 3. Mitt. Über den Energieumsatz des Seidenspinners während der Entwicklung im Ei und während der Metamorphose. Pflügers Archiv f. d. gesamte Physiologie Bd. XCVIII. Jahrg. 1903.

V. Faussek, Untersuchungen über die Entwicklung d. Cephalopoden. Mitt. aus d. Zool. Station z. Neapel. Bd. XIV. 1900.— (Russisch — in den Arbeiten der St. Petersburger Naturforschergesellschaft. Bd. XXVIII. 1897).

— Der Parasitismus der Anodontalarven. Russisch in: Mém. Ac. Sc. St. Pétersbourg. 1906.

— Die Ablagerungen Guanin bei den Spinnen (Araneina). Mém. Ac. Sc. St. Pétersbourg. Sér. VIII. Cl. ph. math. Tom. XXIV. 1909.

Felix und Bühler, Die Entwicklung des Harn- und Geschlechtsorgane. 1904.

— Die Entwicklung der Keimdrüsen und ihrer Ausführgänge. 1906. In: Handbuch der vgl. und experim. Entwicklungslehre d. Wirbeltiere. Herausgegeben von O. Hertwig.

Friederichs Untersuchungen über die Entstehung der Keimblätter und Bildung des Mitteldarms bei Käfern. Nova Acta Ac. Leop. Carol. Bd. LXXXV. 1906.

O. Fürth, Vergleichende chemische Physiologie d. niederen Tiere. 1903.

P. Garnault, Recherches anatomiques et histologiques sur le Cyclostome elegans. Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux. 1887.

O. C. Glaser, Über den Kannibalismus bei Fasciolaria tulipa (var. distans) und deren larvale Excretionsorgane. Diese Zeitchr. Bd. LXXX. 1906.

Goldschmidt, Eischale, Schalendrüse und Dotterzelle der Trematoden. Zool. Anz. Bd. XXXIV. 1909.

Hamburger, Osmotischer Druck und Jonenlehre in der medizinischen Wissenschaft. Bd. II. 1904.

J. Hammerschmidt, Beiträge zur Entwicklung der Phasmatiden. Diese Zeitschrift. Bd. XCV. 1910.

R. Heymons, Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von Phyllodromia (Blatta) germanica. L. Diese Zeitschr. Bd. LIII. 1891.

R. Heymons, Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren. 1895.

Jaworowski, Die Entwicklung d. Geschlechtsdrüsen bei Trochosa singiriensis Lachm. Verh. Ges. D. Naturf. u. Ärzte. 66. Vers. 2. Teil. 1895.

C. Jickeli, Die Unvollkommenheit des Stoffwechsels . . . im Kampf ums Dasein. Berlin 1902.

G. Kautzsch, Über die Entwicklung von Agelena labyrinthica Clerck. Zoolog. Jahrb. Abt. Anat. u. Ontog. Bd. XXVIII. 1909.

— Über die Entwicklung von Agelena labyrinthica Cl. Zool. Anz. Bd. XXXV. Nr. 22. 1910.

Kishinoye, On the development of Araneina. The Journal of the College of Science, Imperial University, Tokyo, Japan. Vol. IV. 1891.

— Note on the coelomic cavity of the Spider. Ibidem. Vol. VI. 1894.

Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Bd. II. 1892.

C. Kupffer, Zur Entwicklung der einfachen Ascidien. Archiv mikrosk. Anat. Bd. VIII. 1872.

A. Lang, Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jen. Zeitschr. f. Naturwissenschaft. Bd. XXXVIII. N. F. XXXI. 1903.

Locy, Observations on the development of Agelena naevia. Bullet. of the Mus. of Comp. Zool. Cambridge. 1886.

Ed. Meyer, Studien über den Körperbau d. Anneliden. V. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. XIV. 1901.

Thor. H., Montgomery, jun., The development of Theridium, an Araneid, up to the stage of Reversion. Journal of Morphology. Vol. XX. 1909.

Morin, Beobachtungen über die Entwicklung der Spinnen. Berichte der Neurussischen Naturforschergesellschaft. Bd. XIII. 1888. (Russisch).

A. Naef, Die Organogenese des Cölomsystems und der ventralen Gefäße von Loligo. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XLV. 1909.

H. L. Osborn, Amitosis in the embryo of Fasciolaria. The American Naturalist. Vol. XXXVIII. 1904.

Pappenheim, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von Dolimedes fimbriatus Clerc. Diese Zeitschr. Bd. LXXIV. 1903.

W. Patten, The development of Phryganids, with a preliminary Note on the development of Blatta germanica. Quart. Journ. Micr. Science. Vol. XXIV. 1884.

Philipschenko, Anatomische Studien über Collembola; Diese Zeitschrift. Bd. LXXXV. 1906.

— Beiträge zur Kenntnis der Apterygoten. Diese Zeitschr. Bd. LXXXVIII. 1907.

W. F. Purcell, Development and origin of the respiratory organs in Araneae. Quarterly Journal of Microscopical Science. Vol. LIV. 1909.

K. Samson, Über das Verhalten der Vasa Malpighii und die excretorische Funktion der Fettzellen während der Metamorphose von Heterogenea limacodes Hufn. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. XXVI. 1908.

H. Schauinsland, Die Entwicklung der Eihäute der Reptilien und der Vögel. Handbuch d. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Herausgegeben von O. Hertwig. Bd. I. Teil II. 1902.

SCHIMKEWITSCH, Etude sur le développement des araignées. Archives de Biologie. Tom. VI. 1885.

— Material zur Kenntnis der embryologischen Entwicklung der Araneina. Beilage zu Bd. LII d. Mémoires de l'Acad. St. Pétersbourg. Nr. 5. 1886.

— Über die Entwicklung des Darmkanals bei einigen Arachniden. Trav. Soc. Natur. St.-Pétersbourg. Vol. XXIX. 1898.

— Über die Entwicklung von Thelyphonus caudatus L., verglichen mit derjenigen einiger andrer Arachniden. Diese Zeitschrift. Bd. LXXXI. 1906.

SUSLOFF, Über die Phagocytose, die Excretionsorgane und das Herz einiger Insekten. Trav. Soc. Natur. St. Pétersbourg. Vol. XXXV. 1906.

E. STRAND, Studien über Bau und Entwicklung der Spinnen. Diese Zeitschr. Bd. LXXX. 1905.

STRASBURGER, JOST, SCHENCK, KARSTEN, Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. 1910.

A. TABUNTCHIKOFF, Les grandes cellules particulières («entoderme secondaire») chez l'embryon d'Aranea cucurbitina. Trav. Soc. Natur. St.-Pétersbourg. Vol. XXXIX. 1908.

F. TANGL und K. FARKAS, Beiträge zur Energetik der Ontogenese. 4. Mitt. Über den Stoff- und Energieumsatz im bebrüteten Forellenei. PFLÜGERS Arch. f. d. gesamte Physiologie. Bd. CIV. Jahrg. 1904.

F. TANGL und A. MITUCH, Beiträge zur Energetik d. Ontogenese. V. Mitt. Weitere Untersuchungen über die Entwicklungsarbeit und den Stoffumsatz im bebrüteten Hühnerei. PFLÜGERS Arch. f. d. gesamte Physiologie. Bd. CXXI. 1908.

E. VERSON. Sul vaso pulsante della sericaria. Atti del R. Istituto Venet. di Scienze, Lettere ed Arti. T. LXVII. 1908.

— Zur Entwicklung d. Rückengefäßes bei Sericaria mori. Zool. Anz. Bd. XXXIV. 1909.

J. WAGNER, Die Entwicklungsgeschichte von Ixodes calcaratus Bir. Trav. Soc. Natur. St.-Pétersbourg. 1894.

P. WALLSTABE, Beiträge zur Kenntnis d. Entwicklungsgeschichte d. Araneinen. Die Entwicklung d. äußeren Form und Segmentierung. Zool. Jahrb. Abt. Anatomie u. Ontog. Bd. XXVII. 1908.

W. WHEELER, The embryology of Blatta germanica a. Doryphora decemlineata. Journal of Morphology. Vol. III. 1889.

— A contribution to insect embryology. Journ. Morph. Vol. VIII. 1893.

WILLEM, Recherches sur les collemboles et les Thysanoures. Mém. cour. et mém. des savants étrangers de l'Acad. de Belgique. Tom. LVIII. 1898—1900.

WILLEM et MINNE, Recherches sur l'excrétion chez quelques annélides. Mémoires couronnés et mém. d. savants étrangers de l'Académie de Belgique. Tom. XXIII. 1899—1900.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXIV.

Fig. 1. Ein Embryo von *Blatta germanica* im durchfallenden Licht. Die harnsauren Concremente erscheinen als schwarze Flecke. Präparat von N. A. Cholodkowsky. Zeiss. Ob. aa, Oc. 4.

Fig. 2. Der hintere Teil eines Embryo von *Blatta germanica* im durchfallenden Licht. Die schwarzen Flecke sind harnsaure Concremente. Die metamere Anordnung der Concremente und einzelne Nester letzterer, welche näher der dorsalen Seite des Embryos liegen sind dargestellt. Alkohol 96° + Essigsäure. Leitz. Ob. 6, Oc. 1.

Fig. 3. Dasselbe Präparat wie auf Fig. 2; eine stärkere Vergrößerung. Zwei Abdominalsegmente des Embryos von *Blatta germanica* mit einzelnen sphärischen Gruppen harnsaurer Concremente in Form von kleinen Kügelchen (Sphärokristalle). Vergr. ?.

Fig. 4. Ein Embryo von *Blatta germanica* im reflektierten Licht zu der Zeit, wo die Bildung der dorsalen Seite abgeschlossen ist und die Pigmentablagerung in den Augen anfängt. Die harnsauren Ablagerungen sind auf der Dorsalseite des Embryos bereits vorhanden — dem wachsenden Fettkörper entsprechend. Präparate von Frl. Alexandrowa. Zeiss. Ob. aa, Oc. 2.

Fig. 4*a*. Ein Embryo von *Blatta germanica* im reflektierten Licht. Dasselbe wie auf Fig. 4.

Fig. 5. *Blatta germanica* sofort (nach Verlauf von höchstens 15 Minuten) nach dem Verlassen des Cocons. Die schwarzen Flecken sind harnsaure Concremente. Lupe von Leitz. Vergr. 10+.

Fig. 6. Querschnitt durch einen Embryonalstreifen von *Blatta germanica*. Die Extremitätenanlagen und das Cölom (*Coel.*). Die Wände der Cölombläschen bestehen aus einer Zellenlage. Derjenige Wandteil, welcher das Bläschen seitens des Dotters (*Dot*) abschließt, besteht aus flacheren Zellen. Präparat von Frl. Alexandrowa. Leitz. Ob. 3, Oc. 1.

Fig. 7. Querschnitt durch einen Embryonalstreifen von *Blatta germanica*. Die Bildung der Cölomhöhlen. Mitosen. Präparat von Frl. Alexandrowa. Leitz. Hom. Imm. 1/12. Oc. 2.

Fig. 8. Teil eines Querschnitts durch den Embryonalstreifen von *Blatta germanica*. Der Cölomsack (*Coel*). Die Zellgruppe (*M*) löst sich von der medialen Wand ab um Längsmuskeln zu bilden. *N*, die Anlage der Bauchganglienkette. *Dot*, der Dotter. Alk. 96° + Essigsäure. Hämalaun, Eosin. Leitz. Hom. Imm. 1/12. Oc. 2.

Fig. 9. Querschnitt durch einen Embryonalstreifen von *Blatta germanica*. Bildung der Längsmuskelanlagen (*M*) und der Anlagen des Fettkörpers (*Coel*). Teile der Cölomsäckchen sich mit Fettgewebe füllend, bilden die Anlage des Fettkörpers. *Dot*, der Dotter; *N*, die Anlage der Bauchganglienkette. Alkohol 96° + Essigsäure. Hämalaun, Eosin. Zeiss. Ap. Ob. 8 mm. Comp. Oc. 6.

Fig. 10. Querschnitt durch einen Embryo von *Blatta germanica*. Reste des früheren Cöloms sind mit festen Gebilden — harnsauren Concrementen —

ausgefüllt. Alkohol 96° + Essigsäure. Hämalaun, Eosin (?). Zeiss. Ap. Ob. 8 mm. Comp. Oc. 6.

Fig. 12. Querschnitt durch einen Embryo von *Blatta germanica.* Die erste Anlage des Darmsinus (*D. S.*). Die Cölomhöhlen (*Coel.*). Die Dotterkerne (*Dk*). Alkohol 96° + Essigsäure. Hämalaun, Eosin. Zeiss. Ap. Ob. 8 mm. Comp. Oc. 6.

Fig. 13. Querschnitt durch die hintere Abdominalhälfte eines Embryos von *Blatta germanica.* Das Bewachsen des Cöloms (*Coel*) vom Fettgewebe. Eine Zellgruppe (*Fk*) wächst vom Fettkörper aus in den Zwischenraum zwischen Ganglienkette (*N*) und Dotter (*Dot*) ein. *D.s.*, Darmsinus; *Bl.s.*, Blutsinus (Trophocölraum); *D.sp*, Spalte (ein Artefact) zwischen den Dotter und seiner mesodermalen Hülle — den »sekundären Entoderm« —. Alkohol 96° + Essigsäure. Hämalaun, Eosin. Zeiss. Ap. Ob. 8, Comp. Oc. 6.

Tafel XXV.

Fig. 14. Querschnitt durch einen Embryo von *Blatta germanica.* Entwicklung der Cölomhöhlen. Das Wachstum der Cölomsomiten (des Fettkörpers) (*Coe*) nach oben, zusammen mit dem Wachstum der ectodermalen Hülle (*E*), welche den Embryo umwächst und demjenigen der mesodermalen Dotterhülle (*M*). *Dk*, Dotterkerne. Bei + ist das Präparat beschädigt. Alkohol 96° + Essigsäure. Hämalaun, Eosin. Zeiss. Ap. Ob. 8 mm. Com. Oc. 4.

Fig. 14*a*. Teil eines Querschnitts durch einen Embryo von *Blatta germanica.* Derselbe Embryo wie auf Fig. 14. Der obere Rand des Fettkörpers (*Coel*) mit dem sich ihm dicht anschließenden kleinen Teil des Blutsinus (*Bl.sin.*). *Dot*, Dotter. Alkohol 96° + Essigsäure. Hämalaun, Eosin. Zeiss. Ap. Hom. Imm. 2 mm. Comp. Oc. ?.

Fig. 15. Teil eines Querschnitts durch einen Embryo von *Blatta germanica.* Der nach oben — in der Richtung der Dorsalseite des Embryos — wachsende Fettkörper (Cölom) mit harnsauren Concrementen (*Coel*). Alkohol 96° + Essigsäure, Hämatoxylin, Eosin. Zeiss. Ap. Ob. 8 mm. Comp. Oc. 6.

Fig. 16. Querschnitt durch einen Embryo von *Blatta germanica.* Dorsale Seite. Beginn der Herzbildung. Dorsalsinus (*Dlsin*) mit in ihn hineinwachsenden Cölomhöhlen (= Fettkörper) (*Coel*) und mesenchymatösen Zellen. *H*, Herzanlage; *Dot*, Dotter (er ist weggeschwemmt worden). *Sin*, Sinus. Alkohol 96° + Essigsäure. Hämalaun, Eosin. Leitz. Ob. 6, Comp. Oc. 4.

Fig. 17. Querschnitt durch einen Embryo von *Blatta germanica.* Dorsalseite. Das Herz (*H*) liegt der mesodermalen Hülle des Dotters (welcher weggeschwemmt ist.— *Dot*) und dem Ectoderm an, wo eine kleine zellige Verdickung entsteht. Vom oberen Rand eines jeden der beiden lateralen Auswüchse der Cölomhöhlen (= des Fettkörpers) (*Coel*). erstrecken sich zwei Zellplatten (*Zs*) nach oben — zum Herzen hin. — Alkohol 96° + Essigsäure. Vergr. ?.

Fig. 17*a*. Teil eines Querschnitts der Dorsalseite eines Embryos von *Blatta germanica.* Dasselbe Exemplar wie auf Fig. 17. Die Zeichnung ist aus zwei Schnitten kombiniert. Herz (*H*) und Cölom (= Fettkörper) (*Coel*) mit harnsauren Concrementen (*Hrn*). *Sin*, Blutsinus; *Dot*, Dotter; *Oen*, Önocyten. Alkohol 96° + Essigsäure. Zeiss. Hom. Imm. 2 mm. Comp. Oc. ?.

Fig. 18. Querschnitt durch den oberen dorsalen Teil eines Embryos von *Blatta germanica.* Die Höhlen des Herzens (*H*) und des Cöloms (*Coel*) entbehren irgendwelchen Niederschlags. Heiße Lösung von Alkohol 96° mit Sublimat. Hämalaun, Eosin. ZEISS. Ap. Ob. 8 mm. Comp. Oc. 4.

Fig. 19. Querschnitt (dorsale Seite) des hinteren Abdominalteils eines Embryos von *Blatta germanica.* (Dasselbe Exemplar wie auf Fig. 16). Dorsalsinus (*Blsin*) mit den in ihn hineinwachsenden Cölomhöhlen (= Fettkörper) (*Coel.*) und mesenchymatösen Zellen. *Oen*, Önocyten; *Sin*, Blutsinus; *Dot*, Dotter (ist weggeschwemmt). Alkohol 96° + Essigsäure. Hämalaun, Eosin.

Fig. 20. Querschnitt durch den oberen Teil eines Embryos von *Blatta germanica.* An den Seiten des Herzens (*H*) — die oberen Lappen des Fettkörpers (*Coel*). Der Fettkörper (*Coel.*) (= Cölom). *Dot*, Dotter mit Dotterkernen. Alkohol 96° + Essigsäure. Hämalaun, Eosin. ZEISS. Ap. Ob. 8 mm. Comp. Oc. 6.

Tafel XXVI.

Fig. 21. Querschnitt durch einen Embryo von *Blatta germanica*, welcher im Stadium, das dem Schluß der Embryonalentwicklung nahe ist, sich befindet. *H*, Herz; *Dphr*, Diaphragm; *Sin*, Blutsinus (Pericardialhöhle); *Mg*, MALPIGHIsche Gefäße; *Fk*, oberer Lappen des Fettkörpers; *Mesent.*, Mitteldarm mit Dotterresten. (Auf den dem abgebildeten folgenden Schnitten liegt das Mesenteron dem Proctodäum an). Fixierung? Safranin + Lichtgrün. ZEISS. Ap. Ob. 8 mm. Oc. 4.

Fig. 21*a*. *Aranea cucurbitina.* Längsschnitt. Macrocyten. Präparat von Frl. WEBER. Ap. Ob. 3 mm. Comp. Oc. 4.

Fig. 21*b*. *Aranea cucurbitina* Macrocyten. Der eine mit Dottertropfen. Präparat von Frl. WEBER. ZEISS. Ap. Hom. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 4.

Fig. 22. *Aranea cucurbitina.* Macrocyten. Ob. 3 mm. Comp. Oc. 4.

Fig. 22*a*. *Aranea cucurbitina.* Teil eines schrägen Frontalschnittes. Macrocyten zwischen dem Ectoderm und der dem Dotter anliegenden Mesodermzellenlage. Präparat von Frl. WEBER. ZEISS. Ap. Ob. 8 mm. Comp. Oc. 6.

Fig. 23. *Aranea cucurbitina.* Die Macrocyten liegen unterhalb des Herzens. Mesodermzellen wachsen in den Dotter ein (?). Der Dotter ist nicht eingezeichnet. Präparat ?. Vergr. ?.

Fig. 24. *Aranea cucurbitina.* Längsschnitt. Herz. Macrocyten unterhalb des Herzens; in der Herzhöhle — Blutzellen. Präparat von Frl. WEBER (?). Vergr. ?.

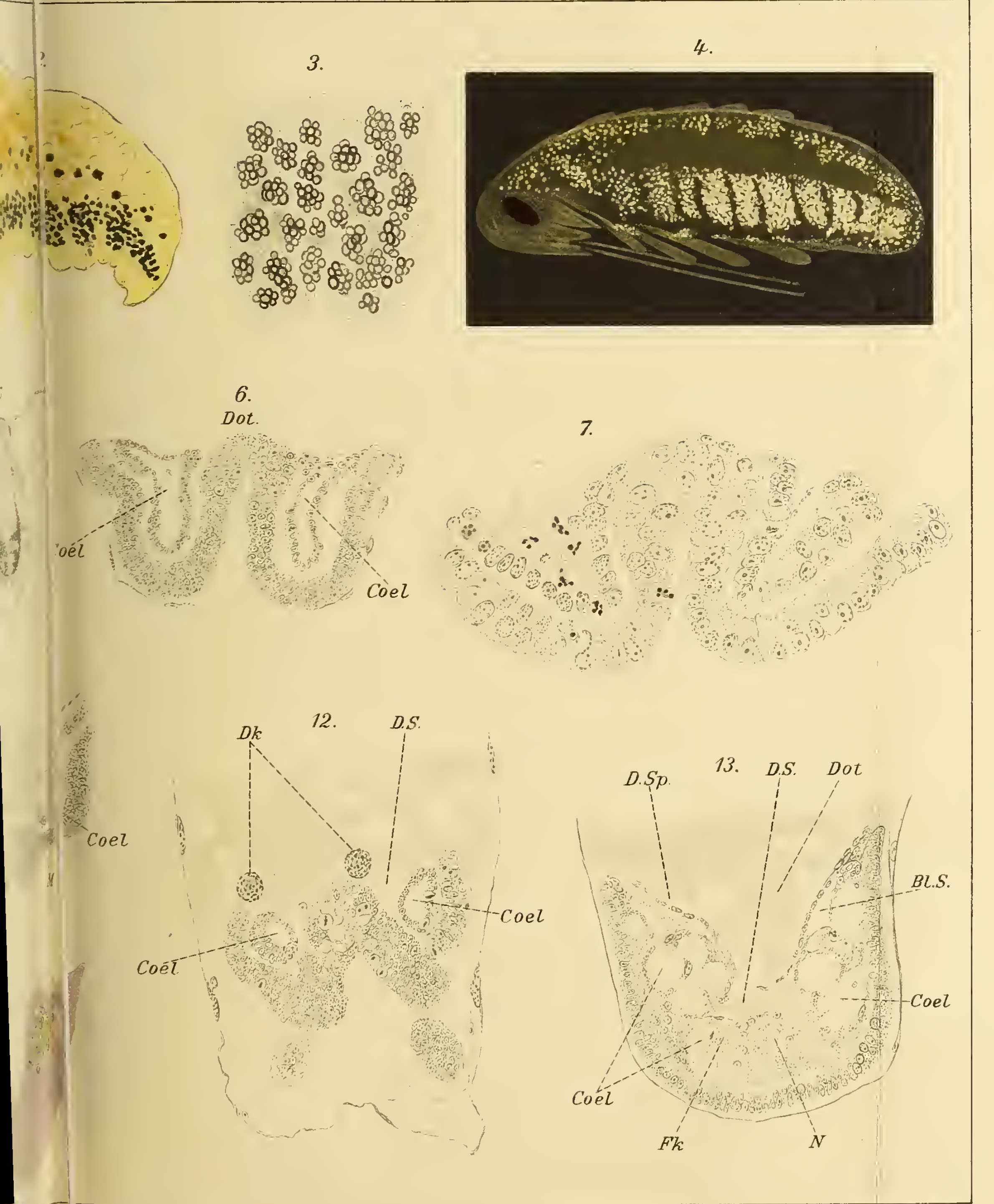
Fig. 25. *Aranea cucurbitina.* Schräggeführter Längsschnitt. Herz. Unterhalb ihm eine Reihe von Macrocyten. In der Herzhöhle — Blutzellen. Präparat von Frl. WEBER. Vergr. ?.

Fig. 26. *Aranea cucurbitina.* Eine Schicht Zellen zwischen Macrocyten und Dotter (*b*). Einige Macrocyten (*a*) saugen gleichsam den Dotter ein. Präparat von Frl. WEBER. Vergr. ?.

Fig. 27. *Aranea cucurbitina.* Macrocyten. Chromidien und deren Bildung. Präparat von Frl. WEBER. ZEISS. Ap. Hom. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 4.

Fig. 28. *Aranea cucurbitina.* Macrocyten. Präparat von Frl. WEBER. ZEISS. Ap. Hom. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 4.


1.
4a
5.
8.
Dot
M
N
Coel
Dot
9.
Coel
M
N
M
10.



Wilhelm Engelmann in Leipzig.
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig





14.

M

E

Dk

Coel

Coel

15.

Coel

Coel

Sin

14 a.

Coel

17.

H

Zs

Zs

Dot.

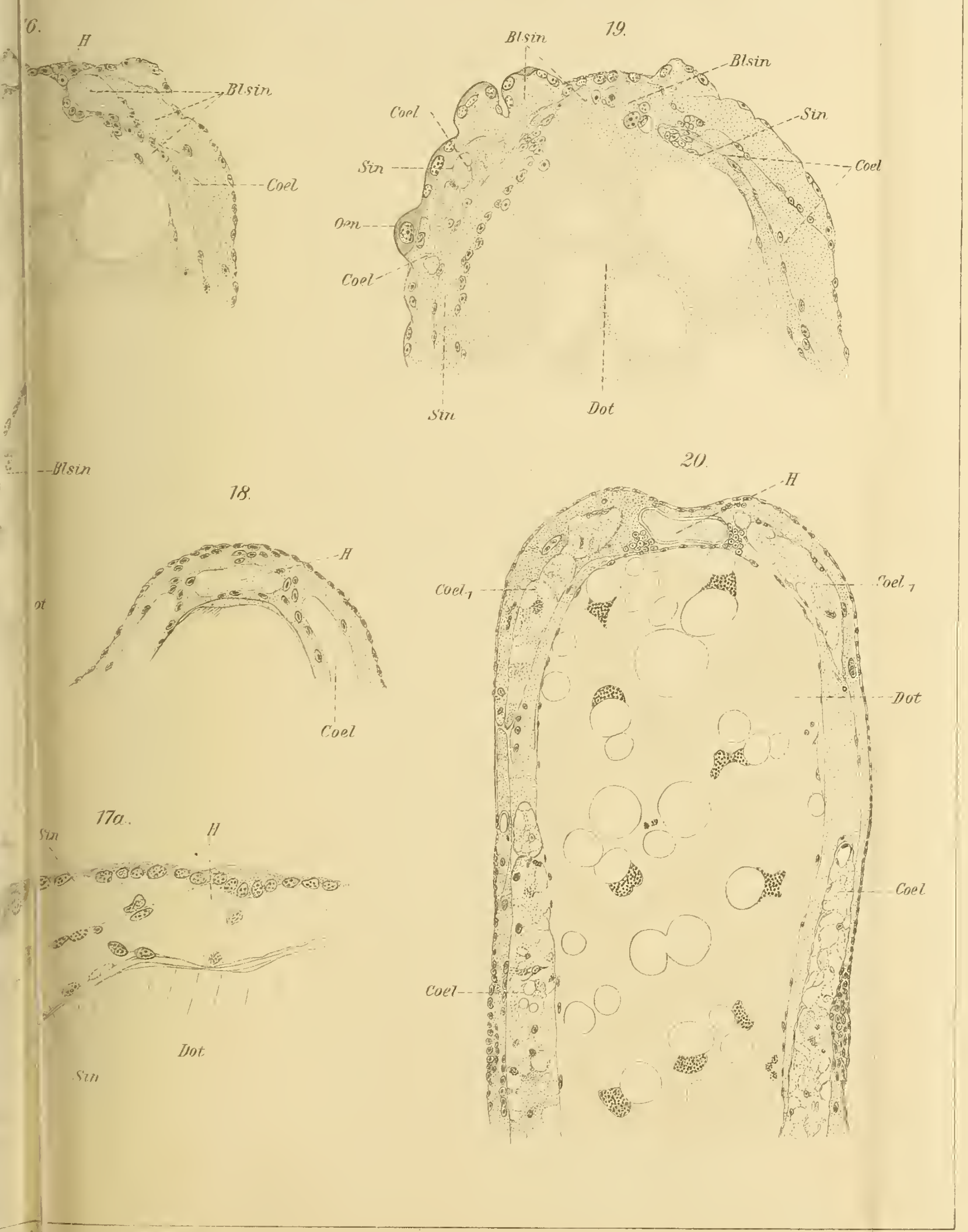
Coel

Coel

Oen

Hrn

Coel

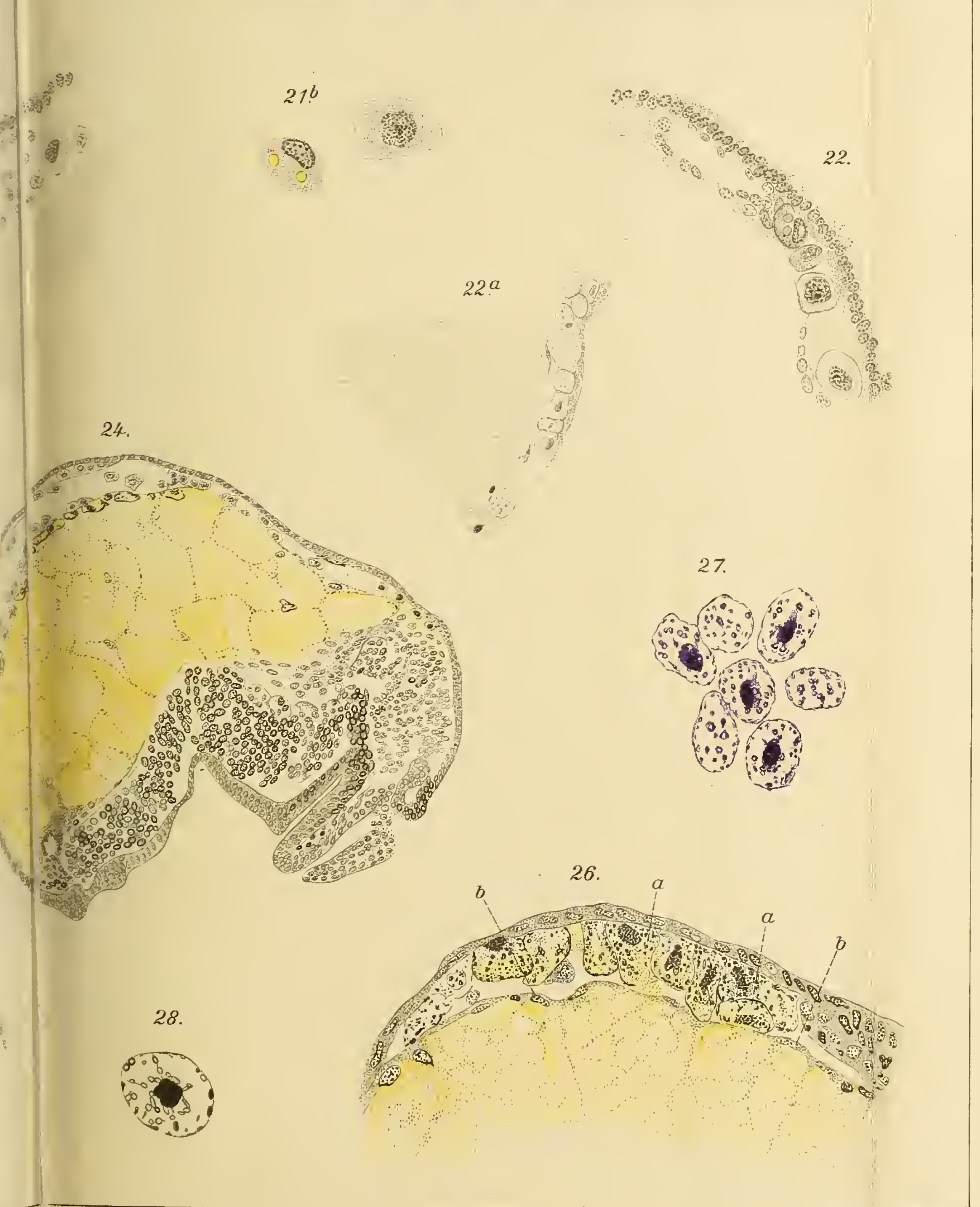


ngelmann in Leipzig

Lith Anst v E A Funke Leipzig

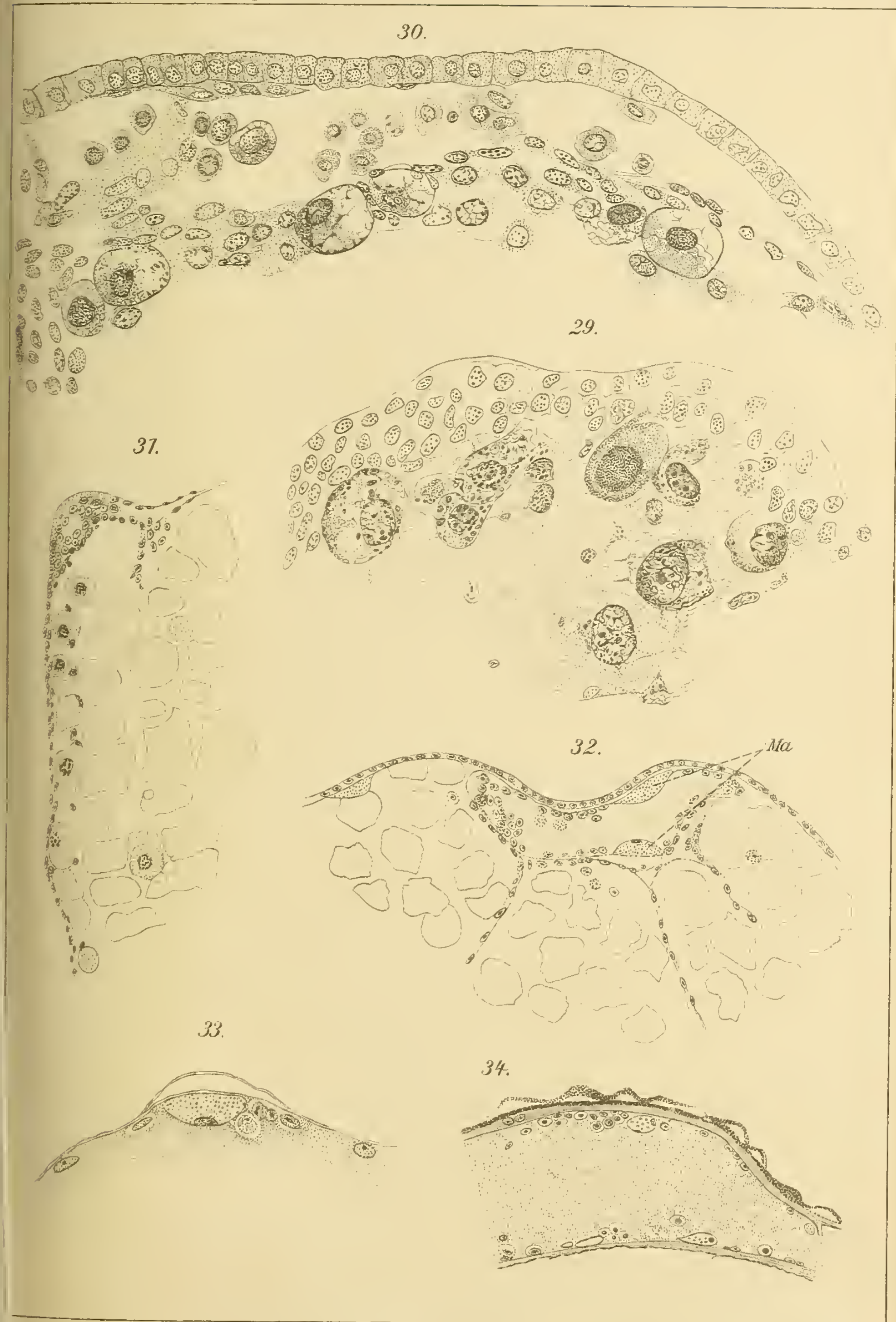



21.
Sin
H
Sin
Dphr
Fk
Fk
Mg
Mesent.
21a.
23.
25.



Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig.
Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig.





Verlag v Wilhelm Engelmann in Leipzig.
Lith. Anst. v E. A. Funke Leipzig


BRITISH MUSEUM
NATURAL HISTORY

Tafel XXVII.

Fig. 29 u. 30. *Philaeus chrysops.* Macrocyten in verschiedenen Degenerationsstadien. Präparat von Frl. Weber. Vergr. ?.

Fig. 31. *Agelena taurica.* Schräggeführter Frontalschnitt. Laterale Wand des Embryos. Macrocyten seitlich, nur in der dorsalen Richtung. Präparat ?. Zeiss. Ap. Ob. 8 mm. Comp. Oc. 6.

Fig. 32. *Agelena taurica.* Macrocyten (*Ma*) im Herzen. Präparat von Frl. Weber. Zeiss. Ap. Ob. 8 mm. Comp. Oc. 6.

Fig. 33. *Agelena taurica.* Ein Teil der Herzwand mit ihr anliegenden Macrocyten. Präparat von Frl. Weber. Zeiss. Hom. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 4.

Fig. 34. *Agelena taurica.* Herz. Macrocyten und Blutzellen. Präparat von Frl. Weber. Zeiss. Ap. Ob. 8 mm. Comp. Oc. 6.

Beiträge zur Kenntnis der Oligochaetenfauna der Gewässer von Graz.

Von

Cand. phil. **Hermann Pointner.**

(Aus dem zool.-zootomischen Institut der Universität Graz.)

Mit 3 Figuren im Text und Tafel XXVIII und XXIX.

Im Sommer 1909 begann ich die Oligochaeten der Gewässer der Umgebung von Graz zu bestimmen und anatomisch zu bearbeiten. Indem ich hiermit die bisher gewonnenen Ergebnisse veröffentliche, bin ich mir darüber klar, daß die in der Umgebung von Graz vorkommenden Oligochaeten nur einen kleinen Teil der in den Alpenländern überhaupt vorhandenen darstellen, und hoffe, daß es mir möglich sein wird, später die Alpenländer überhaupt in bezug auf diese Tiere eingehender zu untersuchen, wobei gewiß Aufschlüsse zu erlangen sein werden über die Verbreitung der Glacialrelikte und die Entstehungszentren mancher Arten.

An dieser Stelle sei es mir gestattet, den Herren Prof. L. v. Graff sowie Prof. L. Böhmig für alle mir gewährte Unterstützung meinen tiefsten Dank zu sagen.

Beim Absuchen der Gewässer wurde das Material bewachsener und von Pflanzenwuchs freier Stellen, sowie auch das dem Boden und dem Schlamme entnommene getrennt, aufbewahrt. Am besten wird man der größeren schlammbewohnenden Formen habhaft, wenn man den Schlamm sofort verschieden weitmaschige Siebe passieren läßt und den abfließenden Schlamm später auf einer Glasplatte mit schwarzem Untergrund bei 10—60facher Vergrößerung durchmustert. Selbstverständlich ist es notwendig des öfteren Proben dem gleichen Orte zu entnehmen, um ein möglichst vollständiges Bild der Fauna dieses

Gewässers zu erhalten. Die kleineren Formen verbergen sich häufig in Fruchtkapseln, Schilfrohr, faulenden Pflanzenteilen und leeren Schneckenschalen, was natürlich bei dem Suchen nach diesen Tierformen zu berücksichtigen ist.

Diese Art und Weise der Durchsuchung eines Gewässers ist gewiß zeitraubend, aber sie ist unerläßlich, um nur mit einiger Gewißheit annehmen zu können, alle in diesem Gewässer vorkommenden Arten gefunden zu haben. Auch der Umstand, auf den auch schon Bretscher (12)[1] aufmerksam macht, ist zu beachten, daß ein und dasselbe Gewässer an ein und derselben Stelle zu verschiedenen Zeiten eine verschiedene Fauna aufweist.

Inhalt.

Seite
A. Systematischer Teil 627
B. Histologischer Teil 646
C. Anhang 668
Verzeichnis der benützten Schriften 670
Erklärung der Abbildungen 674

A. Systematischer Teil.

Im ganzen wurden 33 Arten[2] und Varietäten gefunden, die sich auf sechs Familien bzw. 13 Genera verteilen. Hierbei war der Individuenreichtum, wie dies auch schon Bretscher (11) hervorhebt nach den einzelnen Arten sehr verschieden. Durch große Individuenzahl zeichneten sich besonders *Chaetogaster diastrophus*, *Chaetogaster Langi*, *Slavina appendiculata*, *Tubifex* (T.) *tubifex* und *Lumbriculus variegatus* aus.

I. Familie. *Aeolosomatidae.*

Aeolosoma Ehrenberg.

Außer den bekannten Formen: *Aeolosoma niveum* Leydig und *Aeolosoma Hemprichi* Ehrbg.[3] fand ich eine Species, die ich

[1] Nummer des Literaturverzeichnisses.

[2] Formen, die nicht mit voller Sicherheit bestimmt werden konnten, sind in diese Zahl nicht aufgenommen.

[3] *Aeolosoma Hemprichi* Ehrbg. wurde von mir selbst nicht gefunden, jedoch nach Angabe von Herrn Prof. L. Böhmig wurde es vor einigen Jahren in den Institutaquarien sehr zahlreich gefunden, wohin es wahrscheinlich aus dem Teiche bei Wundschuh oder aus einem der Teiche von Rein eingeschleppt wurde.

als *Aeolosoma Headlei* Bedd. anzusprechen geneigt bin, wenngleich einige Unterschiede sich ergeben; sie betreffen die Borsten, die bei der von mir untersuchten Art im Gegensatz zu der von Beddard beschriebenen fast gerade sind und weiterhin habe ich zwischen den grünen Öldrüsen auch farblose gefunden. Trotzdem gebe ich eine Beschreibung, da möglicherweise wenigstens eine Varietät dieser, wie es scheint, seltenen Art vorliegt.

Das lebhafte Tierchen, das die Fähigkeit besitzt in hohem Grade seine Form zu ändern, ist mit bloßem Auge nur sehr schwer zwischen den Schlammpartikelchen zu erkennen; seine Länge beträgt 1—2 mm, die Zahl der Segmente variiert zwischen 7—10.

Der Kopflappen ist wie bei *Aeolosoma Hemprichi* vorn gerundet oder auch sehr stumpf zugespitzt, jedoch niemals wie bei der genannten Form abgeplattet, sondern eher kolbenförmig angeschwollen; an Breite übertrifft er am lebenden Tiere die nachfolgenden Segmente nur wenig. Die Lage der großen Mundöffnung und der lateralen Flimmergrübchen, sowie die Anhäufung der hellgrün (schweinfurtergrün) gefärbten und der farblosen Öldrüsen am Kopflappen bzw. an dessen Spitze entspricht den bei den übrigen Arten bekannten Verhältnissen. Jedes Segment trägt vier Bündel von Borsten; die einzelnen Bündel bestehen aus drei bis fünf zarten Haarborsten. Alle sind einfach spitzig, fast gerade oder nur sehr schwach S-förmig geschweift und durchaus länger als der Durchmesser des Körpers. Die central gelegenen Borsten eines jeden Bündels sind nahezu gleich lang, die seitlich gelegenen jedoch erheblich kürzer.

Die Grundfarbe der Tiere ist schmutzig weiß. Zwischen den erwähnten grünen Öldrüsen finden sich farblose von verschiedener Größe; die einen wie die andern nehmen von vorn nach hinten an Häufigkeit ab.

Das zweilappige Gehirn erinnert in seiner Gesamtform an das von *Aeolosoma variegatum*, insofern es an der hinteren Fläche einen kleinen Einschnitt zeigt. Von der vorderen entspringen zwei stärkere und mehrere feinere Nerven.

Die Zahl und Größe der Nephridien, die alle einen verhältnismäßig großen Wimpertrichter besitzen, ist bei den einzelnen Individuen verschieden und schwankt zwischen 3—6 Paaren. Konstant tritt aber das erste Paar im ersten borstentragenden Segment auf. Der Nephridialkanal bildet keine 8-förmige Schleife. Štolc (76) glaubte auf Grund des Kanälchenverlaufes der Nephridien bzw. deren Schlingenbildungen gute Unterscheidungsmerkmale für die einzelnen Arten gefunden zu haben, jedoch ist diesem Unterscheidungsmerkmal, das auch

von MICHAELSEN (46) in seinen Beschreibungen unter andern aufgeführt wird, kein zu großer Wert, meiner Ansicht nach, beizumessen, da die Nephridien häufig in ihrer Form und ihrer Zahl nicht nur bei den verschiedenen Exemplaren, sondern sogar an ein und demselben Tier auf der rechten und linken Körperseite variieren können; eine Erscheinung, auf die VEJDOVSKÝ (88) als erster bei *Aeolosoma thermophilum* Vejd. (? *Aeolosoma Headleyi* Bedd.) aufmerksam gemacht hat, und die ich auch bei den von mir untersuchten Tieren bestätigen kann.

Die Tiere können nicht schwimmen, wie dies VEJDOVSKÝ (82) für *Aeolosoma Ehrenbergi* und *Aeolosoma tenebrarum* angibt, sondern bewegen sich auf der Unterlage bzw. zwischen den Algenfäden kriechend fort, wobei sie sich der Borsten bedienen.

Gefunden wurde die in Rede stehende Art nur im Sommer 1909 (Mai bis August) im mittleren Teiche bei Rein, sowohl in den obersten Wasserschichten zwischen Algenfäden als auch im obersten Schlamm des schräg abfallenden Ufers.

Die Nahrung besteht aus Rhizopoden und Algen, die mit dem Schlamm aufgenommen werden.

II. Familie. *Naididae.*

I. Genus. *Chaetogaster* K. Baer.

Von den in Deutschland und der Schweiz bis jetzt gefundenen Arten — es sind dies *Chaetogaster diastrophus* Gruith, *Chaetogaster Langi* Bretscher, *Chaetogaster crystallinus* Vejd., *Chaetogaster diaphanus* Gruith und *Chaetogaster limnaei* K. Baer — fehlt in der Umgebung von Graz keine; überdies konstatierte ich das Vorkommen einer neuen Art, *Chaetogaster palustris* n. sp., die durch die enorm ausgebildeten Tastborsten äußerlich schon charakterisiert erscheint.

Die Länge eines einzelnen Individuums von *Chaetogaster palustris* (Taf. XXVIII, Fig. 2) beträgt etwa 0,6—1,7 mm, die der Tierketten bis 3 mm. Die Segmentzahl des einzelnen Tieres überschreitet in keinem Falle die Zahl 12. Die Färbung des Körpers ist weißlich, dabei aber durchsichtig. Der dreiseitige Kopflappen ist durch eine leichte Einschnürung vom Kopfe abgehoben und scheint eines Kopfporus zu entbehren. Das nicht so stark wie bei *Chaetogaster diastrophus* ausgebildete Gehirn bedeckt ungefähr nur $^1/_4$ des Pharynx, auch entbehrt es der für diese Form charakteristischen Platte am hinteren Gehirnrand im Einschnitt zwischen den beiden seitlichen Lappen.

Vor dem Gehirn beobachtete ich bei einigen Exemplaren ein stark lichtbrechendes Gebilde von verschiedener Größe, dessen Bedeutung mir unbekannt geblieben ist. Die Schlundcommissuren steigen ziemlich steil nach abwärts, ihren Ursprung jederseits von dem lateralen Gehirnlappen nehmend. In ihrem Verlauf werden sie allmählich stärker, wobei sie eine bandförmige Gestalt annehmen. Der von VEJDOVSKÝ (82) bei *Chaetogaster diastrophus* abgebildete vordere Ganglienzellenring um den Oesophagus, der von gleicher Länge wie der Pharynx ist, tritt auch bei dieser Form in derselben Gestalt auf; den zweiten, kleineren Ring, den VEJDOVSKÝ für *Chaetogaster diastrophus* beschreibt, konnte ich jedoch nicht mit Sicherheit feststellen, obgleich er in einigen Fällen vorhanden zu sein schien.

Das Blutgefäßsystem ist wie bei *Chaetogaster diastrophus* u. a. vollkommen entwickelt, insofern es in der Oesophagusregion jederseits eine in Windungen gelegte Gefäßschlinge aufweist, die das dorsale und ventrale Gefäß verbindet. Ein Unterschied bezüglich des dorsalen Gefäßes und der lateralen Gefäßschlingen gegenüber *Chaetogaster diastrophus* besteht darin, daß bei der von mir gefundenen Art nirgends herzartige Anschwellungen auftreten, sondern nur pulsierende Bewegungen zu beobachten sind.

Am charakteristischsten aber, wie bereits erwähnt, sind die enorm verlängerten und zahlreichen Tastborsten, die besonders an der Spitze des Kopflappens und dann am Hinterende des Tieres in größerer Menge sich finden. Zwischen den ansehnlichen 87—98 μ langen Tastborsten finden sich kleinere, wie solche von den andern Arten bekannt sind. Dem ersten bis vierten Segment fehlen die Tastborsten, ebenso kommen sie an der ventralen Körperfläche zum Wegfall.

Die ventralen Borstenbündel enthalten im zweiten Segmente sechs bis acht Borsten, die 87—91 μ lang sind, in den übrigen Segmenten kommen drei bis fünf Borsten, deren Länge zwischen 52—69 μ schwankt, auf ein Bündel. Alle Borsten sind zarte, S-förmig geschweifte Hakenborsten mit proximalen Nodulus und dünner oberer Gabelzinke, die über die untere dickere hinausragt (Fig. 3).

Als Nahrung dienen Diatomeen und andere Algen, ferner auch Rhizopoden (*Arcella*, *Difflugia* usw.), die zugleich mit dem Schlamm, in dem diese Art lebt, aufgenommen werden dürften.

Als Fundort ist ein kleiner Tümpel mit schlammigen Grund in der Nähe von Bründel anzugeben. Beobachtet wurde die Art zum erstenmal Ende Juni 1910.

II. Genus. *Paranais* Czern.

Von diesem Genus habe ich nur *Paranais naidina* Bretscher in dem größten Teiche bei Bründel im Herbst 1909 in nur wenigen Exemplaren beobachtet.

III. Genus. *Slavina* Vejd.

Diese Gattung ist in meinem Material nur durch die einzige Art *Slavina appendiculata* Udek. vertreten, die an verschiedenen Örtlichkeiten in sehr verschiedener Individuenanzahl, so besonders im Herbst (Oktober) 1909 in ungeheurer Menge gefunden wurde. Die Art lebt in einer aus Sandsplittern gebildeten der Epidermis dicht anliegenden Hülle, die von den Borsten und den Sinneshaaren durchbrochen wird. Will man die Tiere der genaueren Untersuchung zuführen, so muß man sie zuerst in ein Uhrschälchen mit wenig Wasser bringen, worin sie ihre sandige Umhüllung abstoßen.

IV. Genus. *Stylaria* Lm.

Auch diese Gattung enthält nur eine Art, *Stylaria lacustris* Lm., die in der Umgebung von Graz in den Wässern der Fischereianstalt zu Andritz, im Teiche von Wundschuh und Rein, nachgewiesen wurde. Die Individuenanzahl war stets eine geringe.

V. Genus. *Nais* Müll.

Von der speciesreichen Gattung *Nais* habe ich nur die Arten: *Nais pardalis* Piguet, *Nais variabilis* Piguet, *Nais communis* Piguet, *Nais Josinae* Vejd. und *Nais elinguis* Müll., Oerst. aufgefunden; die drei erstgenannten wurden bis jetzt nur in der Schweiz beobachtet, während das Verbreitungsgebiet von *Nais Josinae* ein weiteres ist, da diese Species sich auch im Böhmerwald, im Teufelsee, und in der hohen Tatra vorfindet. *Nais elinguis* ist augenscheinlich allerorten und in den verschiedensten Höhenlagen, selbst in Höhen von 2000 m (im Kämmerisee, einem kleinen in der Hochwangkette bei Chur in der Schweiz gelegenem Wasserbecken von Bretscher festgestellt) häufig zu finden.

VI. Genus. *Dero* Oken.

Von *Dero*-Arten fand ich außer einem Exemplar der *Dero obtusa* Udek. eine neue Art: *Dero tubicola* n. sp. auf. Diese Art unterscheidet sich äußerlich schon dadurch von allen übrigen, daß

die dorsalen Borstenbündel nicht am sechsten, sondern bereits am vierten Segmente beginnen.

Dero tubicola erreicht eine Länge bis zu 20 mm; die Zahl der Segmente beträgt 91—98. Der milchweiße, ziemlich durchsichtige Körper wird von einer äußerst zarten Cuticula bedeckt, die an den Kiemenfortsätzen, an denen feine Cilien vorhanden sind, fehlt. Der Kopflappen ist stumpf zugespitzt.

Die ventralen Borsten beginnen am zweiten Segmente, und zwar enthält jedes Bündel deren fünf; in den übrigen Partien des Vorder- und Mittelkörpers sind deren nur drei bis vier vorhanden, die auch nach rückwärts an Größe allmählich abnehmen. In den hinteren Körperpartien ist die Zahl der Borsten in den Bündeln bis auf eine reduziert, und die letzten zwei bis vier Segmente entbehren derselben überhaupt. Diese Borsten (Fig. 4) gehören in die Kategorie der Hakenborsten und sind mit einem Nodulus versehen, dessen Lage insofern eine etwas verschiedene ist, als er an den vordersten Borsten mehr proximal, an den hinteren mehr distal gelegen ist. Ebenso machen sich gewisse Verschiedenheiten in der Ausbildung der Zinken dadurch bemerkbar, daß an den vorderen Borsten die obere länger und schmäler ist als die untere; nach rückwärts gleicht sich diese Verschiedenheit der beiden Zinken allmählich aus und in der Mitte des Körpers sind sie von gleicher Länge.

Die dorsalen Borsten gleichen denen von *Dero incisa* Michlsn. und nehmen wie die ventralen von vorn nach hinten an Zahl und Größe gleichfalls ab.

Das zweilappige Gehirn reicht bis in das zweite Segment. Von jedem der beiden Gehirnlappen, die dorsal dicht mit Ganglienzellen belegt sind, entspringt ein nach vorn verlaufender mächtiger, mit einem spärlichen Ganglienzellenbelag versehener Fortsatz, der sich in zwei kleinere Äste teilt. Der obere Ast begibt sich in den Kopflappen und löst sich hier auf; der untere versorgt die Oberlippe mit Nerven. Von der Ventralseite der Gehirnlappen gehen die Schlundcommissuren aus, die ebenfalls einen geringen Ganglienzellenbelag zeigen, und von welchen Nerven zur Unterlippe und zur Seitenlinie ziehen. Hinter den ventralen Borsten des zweiten Segmentes findet sodann die Verschmelzung der beiden Commissuren statt.

Die Ganglien des Bauchfaserstranges entsenden in jedem Segmente vier Paar von Nerven.

Der Verdauungsapparat zeigt die gleiche Konfiguration wie bei *Dero digitata* O. F. Müller und besteht aus Pharynx, Oesophagus

und Darm. Auf gewisse interessante Einzelheiten, die ich an den Darmepithelzellen bemerkte, sowie auf die Regeneration des Kiemennapfes gedenke ich an anderer Stelle näher einzugehen.

Das Blutgefäßsystem der vorliegenden Art zeigt eine weitgehende Übereinstimmung mit dem von *Dero digitata* (Štolc [74]); es besteht aus dem Rückengefäß, dem Bauchgefäß und einem Subintestinalgefäß. Rücken- und Bauchgefäßstamm stehen in jedem Segment durch laterale Gefäßschlingen in Verbindung. Am Vorderkörper bis in das fünfte Segment kommt am Darm ein höchst kompliziertes Gefäßnetz zur Ausbildung, wie solches bereits von Štolc (74) für *Dero digitata* beschrieben wurde. Sehr reichlich ist auch die Blutversorgung des Kiemennapfes, die vom Bauchgefäße aus geschieht und in das Rückengefäß übergeht; hierbei bildet das Gefäßsystem in jeder Kieme eine Schlinge (Fig. 5).

Der Kiemenapparat (Fig. 5) ist ähnlich gestaltet wie der von *Dero incisa*, jedoch nicht rechteckig wie dieser, sondern eher sechseckig zu nennen; er ist breiter als lang und zeigt an seiner ventralen, breiteren Seite einen schwach konkav ausgeschnittenen Rand (*v.b.*), während der dorsale Rand (*d.l.*) von einer wulstigen Lippe gebildet wird, die, wie bei *Dero incisa*, durch einen großen, medianen Schnitt gespalten wird. An der inneren Wand des ventralen Randes setzen sich drei Paar mächtiger Kiemen (vk_1, vk_2, vk_3) an, während ein Paar schlanker tasterförmiger am Grunde des dorsalen Wulstes entspringt (*vd*).

Die Excretionsorgane gleichen im wesentlichen denen der andern *Dero*-Arten, doch ist hervorzuheben, daß der an den Trichter sich anschließende Teil des Excretionskanals dicht hinter dem Dissepimente eine auffällig große Verdickung zeigt, die bedingt wird — wie ja auch bei andern Arten — durch eine ansehnliche Auflagerung von Drüsenmassen, die den übrigen Teilen des vielfach gewundenen Kanales fehlen. Eine oberhalb des Excretionsporus befindliche contractile Blase wie bei *Dero digitata* findet sich auch hier.

Die Nahrung von *Dero tubicola* bilden Diatomeen, Difflugien und Arcellen.

Die Tiere wurden im Juni 1910 im Schlamme eines Weihers bei Bründel gefunden, der seit dem Frühjahr desselben Jahres abgelassen war und nur an einigen tieferen Stellen des Bodens wenig Wasser enthielt. In einer Hand voll Schlamm fanden sich über 50 Exemplare, deren jedes in einer selbstgebauten Sandröhre stak. In ein Aquarium gebracht, verließen sie die Röhre nicht, sondern ragten nach einiger Zeit nur mit dem Hinterende und mit weit entfaltetem Kiemenapparat, zuweilen auch mit dem Kopfende hervor, um bei der geringsten

Erschütterung des Gefäßes mit dem Kopf und bei stärkerer auch mit dem Hinterende sich in die Röhre zurückzuziehen.

Die Regenerationsfähigkeit dieser Art scheint eine sehr große und rasche zu sein. So wurde binnen 24 Stunden der ganze Kiemenapparat mit den folgenden drei Segmenten vollkommen neugebildet. Wenn mit dem Kiemenapparat sechs bis neun Segmente abgeschnitten wurden, brauchte es zur Ergänzung der fehlenden Teile ungefähr 36 Stunden. Der vom übrigen Körper losgetrennte Kiemenapparat blieb weit geöffnet und vollführte noch einige Zeit hindurch selbständige Bewegungen. Weitere Angaben werden, wie bereits erwähnt, später folgen.

VII. Genus. *Pristina* Ehrbg.

Aus dieser Gattung wurden *Pristina longiseta* Ehrbg. *forma typica* und *Pristina lutea* O. Schm. gefunden.

III. Familie. *Tubificidae.*

Von den 18 im europäischen Süßwasser bekannten Arten (*Bothrioneurum Sowerbyi* Bedd. ist auszuschalten, da es nur im Warmwasseraquarium des botanischen Gartens in Hamburg, außerdem in einem Victoria regia Bassin in London gefunden und aller Wahrscheinlichkeit nach dort eingeschleppt wurde) habe ich sieben: *Taupodrilus coccineus* Vejd., *Tubifex* (T.) *barbatus* Grube, *Tubifex* (T.) *tubifex* O. F. Müll., *Limnodrilus Hoffmeisteri* Clap., *Limnodrilus udekemianus* Clap., *Limnodrilus claparèdeianus* Ratzel, *Limnodrilus longus* Bretscher aufgefunden; zu diesen gesellt sich als eine weitere Form, die auch die Aufstellung eines neuen Genus nötig machte: *Isochaeta virulenta* n. g. n. sp.

Von diesen 18 Arten haben manche, so *Tubifex* (T.) *tubifex*, ein außerordentlich weites Verbreitungsgebiet, während andere auf verhältnismäßig kleine Gebiete beschränkt sind, so: *Bothrioneurum vejdovskyanum* Štolc nur in Böhmen bei Stvanice und Troja in der Moldau, *Taupodrilus palustris* Ditlevsen in Dänemark, *Potamothrix moldaviensis* Vejd. und Mrazek nur im sandigen Boden der Moldau bei Prag, *Tubifex* (T.) *Nerthus* Michlsn. in Rügen, *Tubifex* (T.) *ignotus* Štolc in Böhmen und Dänemark, *Tubifex* (T.) *filum* Michlsn. bei Hamburg, *Tubifex* (*Ilyodrilus*) *hammoniensis* Michlsn. in und um Hamburg, *Tubifex* (*Peloscolex*) *velutinus* Grube im Züricher See.

Michaelsen führt in seiner Monographie (46) 1900 als im europäischen Süßwasser vorkommende Genera folgende an:

Branchiura Bedd. em. Michlsn. mit den Arten:
Branchiura coccinea Vejd.;
Branchiura Sowerbyi Bedd.
Limnodrilus Clap. mit den Arten:
Limnodrilus claparèdeianus Ratzel;
Limnodrilus Hoffmeisteri Clap.;
Limnodrilus udekemianus Clap.
Tubifex Lm. mit der Art:
Tubifex tubifex Lm.
Psammoryctes Vejd. em. Michlsn. mit den Arten:
Psammoryctes velutinus Grube;
Psammoryctes plicatus Randolph;
Psammoryctes ferox Eisen;
Psammoryctes barbatus Grube.
Lophochaeta Štolc mit der Art:
Lophochaeta ignota Štolc.
Bothrioneurum Štolc mit der Art:
Bothrioneurum vejdovskyanum Štolc.
Aulodrilus Bretscher mit der Art:
Aulodrilus limnobius Bretscher[1].

In der Süßwasserfauna 1910 finden wir eine Neugruppierung, in der *Branchiura coccinea* Vejd., *Ilyodrilus palustris* Ditlevsen und ? *Ilyodrilus filiformis* Ditlevsen zu dem neuen Genus *Taupodrilus* Benham vereinigt wurden. Das frühere Genus *Ilyodrilus* Štolc wurde als Subgenus *Ilyodrilus* Eisen (non Štolc nec Beddard) dem Genus *Tubifex* Lm. untergeordnet. Die Genera *Psammoryctes* Vejd. em. Michlsn. und *Lophochaeta* Štolc wurden ganz fallen gelassen und ihre Arten in die neuaufgestellten Subgenera *Tubifex* Lm. (*s.s.*) und *Peloscolex* Leydig eingereiht. Die beiden Subgenera und das Subgenus *Ilyodrilus* Eisen setzen das Genus *Tubifex* Lm. (*s.l.*) zusammen.

Ganz neu in das System aufzunehmen ist das Genus *Isochaeta* mit der Art *Isochaeta virulenta*, deren Beschreibung weiter unten folgt.

Mit Rücksicht auf die weitgehenden anatomischen Übereinstimmungen, welche die Vertreter des Genus *Potamothrix* Vejd. u. Mrazek und *Iliodrilus* Eisen aufweisen, erscheint es mir nicht recht verständlich, weshalb Michaelsen (46a) in seinem neueren

[1] Wohin dieses Genus im neuen System von Michaelsen gestellt wurde, vermag ich nicht anzugeben.

System, Süßwasserfauna 1910, *Potamothrix* in dem Range eines Genus belassen, *Ilyodrilus* dagegen in ein Subgenus von *Tubifex* umgewandelt hat. Da ich dem Vorhandensein (*Ilyodrilus*) oder dem Fehlen (*Potamothrix*) einer Prostata nicht so großes Gewicht beimessen kann, wie der vollständigen Übereinstimmung des männlichen Copulationsapparates, so halte ich es für richtig auch *Potamothrix* als Subgenus dem Genus *Tubifex* zuzuweisen.

Meiner Ansicht nach sind die Tubificidae im Anschluß an Michaelsen folgendermaßen einzuteilen:

I. Ein eigentlicher ausstülpbarer Penis fehlt. Penialborsten manchmal vorhanden, manchmal fehlend.
   Samentaschen fehlen, Spermatophoren äußerlich an der Leibeswand angeheftet. In das Atrium mündet ein blindsackartiges Paratrium ein . . . . Genus *Bothrioneurum*.
   2. Samentaschen vorhanden.
      Atrium ohne massige, lumenlose Prostatadrüse. Die Samentaschen füllen sich mit formlosen Samenmassen.
      a. Ein blindsackartiges Paratrium mündet in das Atrium ein; Penialborsten fehlen. Segmente des Hinterkörpers mit je einer ventralen und einer dorsalen Kieme. Genus *Branchiura*.
      b. Ein blindsackartiges Paratrium fehlt; Penialborsten vorhanden, Kiemen fehlen. . . Genus *Taupodrilus*.

II. Ein ausstülpbarer bzw. vorstülpbarer Penis vorhanden.
   1. Dorsale Hakenborsten am Vorderkörper anders gestaltet als die ventralen. Haarborsten nur individuell fehlend. Genus *Tubifex* (*s. l.*)
      a. Körperoberfläche nackt, ohne chitinöse (?) Hülse, ohne Hülsenpapillen.
         aa. Samenleiter rudimentär (kürzer als das Atrium).
            α. Atrium ohne massige lumenlose Prostatadrüse. Subgenus *Potamothrix*.
            β. Atrium mit einer massigen lumenlosen Prostatadrüse. Subgenus *Ilyodrilus*.
         bb) Samenleiter länger als das Atrium. Subgenus *Tubifex*.
      b. Körperoberfläche mit chitinöser (?) Hülse und mit Hülsenpapillen. . . . . Subgenus *Peloscolex*.

2. Dorsale Hakenborsten überall wie die ventralen gestaltet; ohne Fächerspreite; Haarborsten fehlen.
   a. Penis ohne stark ausgebildete Penisröhre, vorstülpbar.
   Genus *Isochaeta.*
   b. Penis mit chitinöser Penisröhre, nicht vorstülpbar.
   Genus *Limnodrilus.*

1. Genus. *Taupodrilus* Benham.

Tauprodrilus coccineus Vejd. fand ich in einigen Exemplaren bei Lebern und bei Sieben-Bründel. Obwohl die Tiere allerdings keine Penialborsten aufwiesen, ist doch an der Identität der oben genannten Species nicht zu zweifeln.

Die in einem Exemplar in einem Waldbach bei Wildon aufgefundene *Taupodrilus*-Art ist vielleicht auf *Taupodrilus lemani* Piguet zu beziehen, doch konnte ich die für diese Art angegebene Verbindung der Samenblase mit dem Oesophagus nicht ganz sicher feststellen; im übrigen bestand vollständige Übereinstimmung mit *Taupodrilus lemani.*

2. Genus. *Tubifex* Lm. (s. l.)

Subgenus. *Tubifex* Lm. (s. s.)

Von den sechs Arten dieses Subgenus fand ich in einigen Exemplaren *Tubifcx* (T.) *barbatus* Grube, allerorten *Tubifex* (T.) *tubifex* Müll.

3. Genus. *Isochaeta* n. g.

In ihrem Habitus erinnern die Tiere an *Limnodrilus*, insofern die dorsalen sowie die ventralen Borstenbündel ausschließlich aus gabelspitzigen Hakenborsten bestehen und Penialborsten stets fehlen. Die Färbung des Körpers ist wie bei den meisten Tubificiden rötlich gelb bis rot. Sie ist abhängig von der helleren oder dunkleren roten Färbung des Blutes und diese wird wiederum bis zu einem gewissen Grade durch den Füllungszustand des Darmes beeinflußt. Die Segmente 2—6 sind wie bei *Limnodrilus* zweiringelig, der größere vordere Ringel trägt die Borsten. Der mäßig spitze Kopflappen gleicht ebenfalls dem von *Limnodrilus.* Die ventralen Borstenbündel enthalten in den vorderen Segmenten 4—8, in den mittleren 2—3 Borsten, in den hinteren 2 (1) Borsten, zuweilen fehlen sie den letzteren ganz; auf der Dorsalseite finden wir in den angegebenen Partien 3—4, 2—3 und 2 (0) Borsten an den Segmenten. Sie sind (Taf. XXVIII, Fig. 6) dorsal und ventral gleichgestaltet, die oberen und unteren

Gabelzinken am mittleren und hinteren Körper annähernd gleich lang, nur in den vorderen Segmenten erwiesen sich die oberen Zinken länger und schmäler als die unteren.

Die im zehnten Segmente befindlichen Samentaschen weisen eine charakteristische vordere, kleinere und hintere größere ampullenförmige Anschwellung auf (Taf. XXIX, Fig. 27); ihr Ausführungsgang ist kurz, ziemlich dick, und mit drüsigem Zellenbelag versehen. Der ausführende Teil des männlichen Geschlechtsapparates (Taf. XXVIII, Fig. 7) zeigt ein von allen übrigen Formen ganz abweichendes Bild, indem der nicht bewimperte Teil des Vas deferens, das Atrium, sich in die Penisscheide fortsetzt, und gleichsam eine Art Penis bildet, der augenscheinlich bei der Copulation vorgestülpt nicht aber ausgestülpt werden kann. Diesbezüglich angestellte Reizungsversuche mit Osmiumsäure blieben erfolglos.

Betreffs der eingehenderen Beschreibung der Tiere verweise ich auf den zweiten Teil vorliegender Arbeit.

Mit Rücksicht auf die angegebene Verschiedenheit des Copulationsapparates halte ich die Aufstellung eines neuen Genus für berechtigt; die Stellung im System geht aus der früher angeführten Tabelle hervor. Der Artname »*virulenta*« wurde deshalb gewählt, weil die Tiere selbst im fließenden Wasser (im Aquarium) einen ziemlich starken, unangenehmen Geruch verbreiten. Ihre Lebensweise ist im allgemeinen dieselbe wie bei den *Tubificiden*. Sie leben in größeren Massen beisammen, stecken mit dem Vorderkörper in selbstgebauten Schlammröhren und vollführen mit dem Hinterende pendelnde Bewegungen.

Gefunden wurde die beschriebene Form nur im Ausfluß der Steinfelderbrauerei in Eggenberg bei Graz in Gemeinschaft mit *Tubifex* (T.) *tubifex* und *Limnodrilus*. Im Aquarium halten sie sich, selbst wenn für fortwährenden Wasserzufluß gesorgt wird, nur etwa 14—20 Tage.

Die Leibeshöhle dieser Borstenwürmer ist oft von Parasiten, die in die Familie der Polymastigidae (Taf. XXIX, Fig. 32) gehören, dicht erfüllt. Dieselben treten allem Anschein nach zuerst in den Genitalsegmenten auf und verbreiten sich von hier aus durch den ganzen Körper. Die einzelnen Segmente erscheinen dann enorm aufgetrieben, sind von milchweißer Farbe und stark opalisierend. Bei starker Infektion fallen ihnen die Würmer häufig zum Opfer.

4. Genus. *Limnodrilus* Claparède.

Außer den schon lange bekannten Arten *Limnodrilus hoffmeisteri* Clap., *Limnodrilus udekemianus* Clap. und *Limno-*

drilus claparèdeianus Ratzel wurde auch noch *Limnodrilus longus* Bretscher beobachtet, eine Species, die durch ihre ganz ungewöhnlich lange chitinöse Penisröhre von den übrigen Arten abweicht. Ich fand diesen, wie es scheint hier ziemlich seltenen *Limnodrilus*, im Sommer 1910 in Kalsdorf in einem kleinen stark eisen- und mineralsalzhaltigen Bach mit schlammigem Grund.

IV. Familie. *Enchytraeidae.*

Henlea ventriculosa Udek. lebt in einem Bach bei Lebern, einem Tümpel in Bründel, dem Stiftingbach und einem Tümpel des Maria-Trosterwaldes. Die Gattung *Marionina* wurde nur in einem Exemplar bei Kalsdorf gefunden, doch war das betreffende Individuum nicht geschlechtsreif, so daß sich mithin die Species nicht mit Sicherheit bestimmen ließ. In dem mittleren Teich bei Rein traf ich häufig an mit Algen reich bedeckten Pfosten, die in einiger Entfernung vom Ufer standen, *Enchytraeus albidus* Henle und *Enchytraeus Buchholzii* Vejd. in größerer Menge an; beide Formen kommen sonst auch in moorigem Wasser nicht selten vor.

V. Familie. *Lumbriculidae.*

Genus. *Lumbriculus* Grube.

Lumbriculus variegatus Müll. findet sich in großer Zahl in einem Tümpel am Gaisberg und in dem Moortümpel bei Peggau, während er an andern Stellen nur vereinzelt auftritt. Eine besondere Vorliebe bekundet diese Art für Wasser mit dichtem Gewirr von Algenfäden und faulendem Holz. Es wird vielfach angegeben, daß diese Art selbst bei leichter Berührung in Stücke zerfällt. Ich vermag dies nicht zu bestätigen, da die Tiere auch auf Durchsieben, Erfassen mit der Pinzette, Spatel usw. nicht in der erwähnten Weise reagierten. Michaelsen (46a) gibt die Länge der Tiere mit 40—80 mm an; ich habe nie Individuen über 50 mm gefunden. Die Mehrzahl der Würmer hatte eine solche von 20—30 mm, nur die Lumbriceln von Bründel, als die größten, waren 30—40 mm, nur wenige 50 mm lang. Es scheint mir möglich, daß das Milieu in dieser Hinsicht von einigem Einfluß ist. In dieser Auffassung werde ich dadurch bestärkt, daß auch die Färbung eine etwas von der gewöhnlichen abweichende ist, da der Körper eine graurote und das vordere Ende nur in manchen Fällen eine licht-grüne Färbung zeigte.

Wenn auch im großen und ganzen *Lumbriculus variegatus* häufig anzutreffen ist, so scheint es mir doch, daß für sein Vorhandensein

gewisse Bedingungen notwendig sind. Er zieht meiner Beobachtung nach, stehendes Wasser dem fließenden vor, schattige Orte sonnigen; hierdurch ist natürlich eine gewisse lokale Beschränkung hinsichtlich seines Vorkommens, wie auch von WAGNER hervorhebt, gegeben.

VI. Familie. *Lumbriculidae.*

Genus. *Eiseniella* Michaelsen.

Eiseniella tetraedra Sav. *forma typica* kommt in einem Bach bei Levern und in Kalsdorf, ferner in Gesellschaft von *Tubifex* (T.) *tubifex*, *Limnodrilus* und *Isochaeta virulenta* im Ausfluß der Brauerei Steinfeld vor.

Wenn eingangs der Arbeit von dem Individuenreichtum einer Art gesprochen wurde, so ist, wie schon BRETSCHER (11) hervorhebt, zu beachten, daß dieser zu verschiedenen Zeiten ein verschiedener ist. So fand ich in einer kleinen, etwa 1 m im Durchmesser haltenden, 80 cm tiefen, am Rande mit Schilf dicht bewachsenen Lache im Oktober 1909 an einer einzigen Stelle *Slavina appendiculata* in geradezu unglaublicher Menge. An einem einzigen Schilfstock und in dem mit dem Wurzelstock ausgerissenen Erdreich hafteten nicht weniger als über 80 *Slavina*, einige 20 *Tubifex* (*T.*) *tubifex* und 3 *Nais elinguis*. Im Sommer 1910 suchte ich dasselbe Wasserbecken, das seinen Zufluß aus einer Lehmgrube bekommt, wieder ab und fand keine einzige *Slavina* mehr, *Nais elinguis* dagegen in größerer Anzahl und wieder *Tubifex* (*T.*) *tubifex* ungefähr in derselben Menge. Die übrigen in der Nähe befindlichen Weiher enthielten zwischen den Wasserpflanzen nur einige wenige Exemplare von *Nais elinguis*, im stark lehmigen Grundschlamm *Limnodrilus udekemianus* und *Lumbriculus variegatus*, während *Tubifex* (*T.*) *tubifex* etwas zahlreicher, aber immerhin im Vergleich zu andern Örtlichkeiten spärlich vertreten war. Die Erscheinung nun, daß im Herbst 1909 *Slavina appendiculata* sich in so zahlreichen Exemplaren vorfand, während im Sommer 1910 kein Individuum zu finden war, erinnert einigermaßen an das sporadische Auftreten der verschiedenen *Aeolosoma*-Arten. Bei diesen wird von VEJDOVSKÝ (82) als Grund dafür die Fähigkeit der Encystierung angegeben, und so ihr plötzliches Auftreten bzw. bei ungünstigen Lebensbedingungen ihr Verschwinden erklärt. Da *Slavina appendiculata* diese Fähigkeit nicht besitzt, dürfte die plötzliche Steigerung der Individuenzahl in einer gewissen Periodizität der lebhafteren und langsameren unge-

Übersichtstabelle der gefundenen Formen und der Fundorte.

	Fundorte																					
	Tümpel am Ruckerlberg	Stiftingbach	St. Peterer Weiher	Puntigam Murarm	Bach bei Lebern	Bach bei Kalsdorf	Teich bei Wundschuh	Bach bei Wildon	Tümpel bei Bründel	Tümpel am Gaisberg	Göstingbach	Sieben-Bründel	Reiner Teiche	Murtümpel bei Peggau	Mühlbachgraben	Andritz	Steinfeld. Brauerei	Tümpel im Mariatroster Wald	Murauen	Rosenberg	Bach bei Straßgang	Summe
Aeolosoma Headleyi													×?									1
» *niveum*													×									1
» *Hemprichi*							×						×									2
Chaetogaster diastrophus									×													1
» *diaphanus*								×	×					×								3
» *limnaei*						×	×						×									4
» *crystallinus*							×	×	×	×		×		×								6
» *langi*	×					×	×		×			×		×								6
» *palustris*									×													1
Paranais naidina									×													1
Slavina appendiculata	×												×									2
Stylaria lacustris							×						×									2
Nais pardalis				×			×						×									3
» *elinguis*	×		×	×	×		×		×			×	×	×		×		×				11
» *variabilis*								×					×									2
» *communis*						×	×		×				×									4
» *Josinae*						×																1
Dero obtusa							×															1
» *tubicola*								×														1
Pristina longiseta						×	×						×									2
» *lutea*	×			×		×																3
Taupodrilus coccineus					×							×										2
» *lemani?*								×														1
Tubifex (T.) barbatus						×				×												2
» *tubifex*	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	21
imnodrilus hoffmeisteri				×						×		×	×				×					5
» *udekemianus*			×			×			×					×			×					5
» *claparèdeianus*						×					×						×					3
» *longus*						×																1
sochaeta virulenta																	×					1
Ienlea ventriculosa		×			×				×				×									4
nchytraeus albidus			×		×								×				×					4
» *Buchholzii*				×	×					×	×		×				×		×			7
farionina?						×																1
umbriculus variegatus			×						×	×		×	×			×						6
iseniella tetraedra f. typica						×	×									×						3
ibificide ohne Samentaschen																			×			1

schlechtlichen Vermehrung ihren Grund haben, insofern sie im Herbst rascher erfolgt als im Sommer.

Eine ähnliche Beobachtung über zeitweises zahlreiches Auftreten konnte ich in einem von Bäumen und Gebüsch dicht umstellten kleinen Tümpel an *Lumbriculus variegatus* Gr. machen. In diesem Wasserbecken fand ich im Herbst 1909 *Lumbriculus* in so großer Menge, und zwar, wie bereits erwähnt, in für die Umgebung von Graz auffallend kleinen Exemplaren (bis 50 mm), daß im Wasser schwimmende faulende Holzstücke ganz bedeckt waren und auch in ihrem Innern in den Spalten und Rissen eine beträchtliche Anzahl beherbergten; desgleichen bevölkerte den Bodenschlamm eine nicht unbeträchtliche Menge. Im Frühjahr 1910 waren Baumstücke und Boden mäßig belebt, im Sommer war die Zahl der Individuen nur spärlich im Vergleich zur früheren Menge zu nennen, dagegen hatte sich eine reiche Bryozoenfauna (*Plumatella repens*) und eine Menge Planktonwesen eingefunden, auch *Chaetogaster*-Arten, die das erste Mal nicht konstatiert wurden, waren in reicher Zahl zur Entwicklung gelangt. Ferner bildeten *Nais elinguis*, *Tubifex* (*T.*) *tubifex* und *Limnodrilus* recht beträchtliche Bestände.

Bezüglich der Verbreitung der verschiedenen Arten und Genera bin ich zu ähnlichen Resultaten gekommen wie Bretscher (11), insofern einzelne Arten auf bestimmte Wasserbecken beschränkt zu sein scheinen, während andere allerorten sich vorfinden. Ich möchte aber zunächst auf diese spezielle Verteilung (*Nais elinguis*, *Tubifex* (*T.*) *tubifex*, *Lumbriculus variegatus* mit recht großem Verbreitungsgebiet, ferner *Ophidonais serpentina* var. *meridionalis* Piguet, *Ripistes*, *Nais variabilis* u. a. *Haemonais waldvogeli*, *Paranais naidina* u. a., die nur ganz lokalisiert anzutreffen sind) nicht näher eingehen, weil mir hierfür die Beobachtungszeit eine zu geringe zu sein scheint und Zufallsfunde eine zu große Rolle in dem Gesamtbild spielen können.

Für die vielfach bei der Suche nach Oligochaeten zu machende Beobachtung, daß nahe liegende Wasserbecken ganz verschiedene Faunenbestände zeigen, dürfen wir wohl besondere Verhältnisse teils physikalischer teils biologischer Natur verantwortlich machen; denn sonst ist es nicht zu verstehen, wie Formen, die in dem einen Wasserbecken vorhanden sind, in dem zunächstliegenden aber fehlen, in weiterer Entfernung wieder anzutreffen sind. Ich stimme diesbezüglich mit Bretscher (11) überein, wenn er schreibt, daß möglicherweise »ein Sumpfgebiet in früheren Zeiten unter Wasser gestanden habe

und von daher Formen sich in den übrig gebliebenen Tümpeln und Bächen erhielten. In den einzelnen Tümpeln können durch natürliche oder mechanische Vorgänge einzelne Arten zugrunde gegangen sein, während andere sich erhalten haben. So wäre ihr vereinzeltes Auftreten verständlich«. Wenn es sich aber um Fälle handelt, wie bei *Nais pardalis* Piguet, *Nais variabilis* Piguet, *Nais communis* Piguet und *Nais Josinae* Vejd., Formen, die bis jetzt nur aus dem Neuchâteler-See bzw. *Nais Josinae* aus dem Züricher See, aus dem Teufelsee im Böhmerwald und aus der Hohen Tatra bekannt waren, nun auch hier in Graz gefunden wurden, so dürfte unsern jetzigen Kenntnissen nach eine befriedigende Erklärung bezüglich der Ausbreitung schwer zu geben sein, und vielleicht in einer andern Weise zu erlangen sein, als in der Auffassung als Glazialrelikte.

Überhaupt läßt ein Vergleich der in der Schweiz und in der Umgebung von Graz gefundenen Formen eine weitgehende Übereinstimmung in den Formenbeständen erkennen, die durch weitere ausgedehntere Untersuchungen aller Wahrscheinlichkeit nach noch ergänzt werden dürfte.

Von Wichtigkeit ist auch die Frage der Art und Weise der Verbreitung der Borstenwürmer. Eine Frage, die schon von MICHAELSEN (47), VEJDOVSKÝ (82), BRETSCHER (11) u. a. eingehender besprochen wurde. Es gibt zwei Möglichkeiten der Ausbreitung, aktive Wanderung und passive Übertragung; jene tritt gegenüber dieser weit in den Hintergrund, und dient hauptsächlich zur Verbreitung in ein und demselben Gewässer. Wenn BRETSCHER (11) erwähnt, daß Naididae und Aeolosomatidae »infolge ihrer Zartheit als ausgekommene Tiere« kaum zur passiven Übertragung geeignet erscheinen, so kann ich mich dieser Ansicht nicht ganz anschließen, denn ich konnte *Aeolosoma* an Wasserpflanzen haftend über eine halbe Stunde weit tragen, ohne daß sie an ihrer Lebensfähigkeit Schaden litten. Von *Lumbriculus variegatus* und *Psammoryctes plicatus* var. *pectinatus* = *Peloscolex ferox* berichtet uns BRETSCHER (11), daß er beide Arten in einer Schlammgrube, die offen unter Dach stand, in einer Tiefe von 1—2 cm noch nach 72 Tagen am Leben fand. Bedenkt man nun, daß die zwischen Algenfäden lebenden Arten sich meist durch Teilung fortpflanzen, und meist in mehreren Exemplaren sich zusammenfinden, ferner die oben erwähnte große Lebensfähigkeit gewisser Arten, so kann man für diese passive Übertragung als Grund für lokales Auftreten annehmen. Anders wäre wohl bei den größeren Arten (*Lumbriculus* und *Tubifex*) die Sache zu denken, bei

denen vornehmlich die Verschleppung des Kokons in Betracht kommt; als Überträger würden Vögel und Wasserinsekten anzusprechen sein. Auch eintretendes Hochwasser kann, wenigstens in unseren Gebieten, sehr wohl zur Verschleppung der Arten beitragen. Endlich darf auch die in die Bewässerungsverhältnisse einer Gegend eingreifende Hand des Menschen nicht ganz außer acht gelassen werden, insofern durch zeitweises Trockenlegen von Wasseransammlungen und Bächen in den zurückbleibenden Wasserflecken für die Verschleppung günstige Ausgangspunkte geschaffen werden.

Von Bedeutung für das Vorkommen der verschiedenen Arten ist natürlich die Beschaffenheit der Gewässer, da gewisse Formen (Naididen) solche mit reichlichem Pflanzenwuchs vorziehen, andere wieder (Tubificiden) in pflanzenarmen zahlreicher zu finden sind. Auch die Beschaffenheit des Bodens ist von Bedeutung, insofern Gewässer mit lehmigem oder sandigem Boden an Arten- und Individuenreichtum hinter denen, deren Grund reichlich mit Detritus bedeckt ist, zurückbleiben. In sandigem und lehmigem Boden fand ich nur *Tubifex (T.) tubifex*, *Limnodrilus* und *Lumbriculus variegatus*, *Nais elinguis* , *Chaetogaster langi*, *Chaetogaster cristallinus* und *Enchytraeiden*; die drei zuletzt angeführten Arten und die Enchytraeiden leben zumeist in dem die Steine und den Rand der Gewässer umziehenden Schlamm, und gelangen von hier aus gelegentlich auf den Grund. Sie dringen auch nicht tief in diesen ein, sondern kriechen nur oberflächlich herum. Auch *Slavina appendiculata* wäre hierher zu rechnen, insofern sie sowohl in Wässern mit lehmigem als auch in solchen mit torfigem Charakter gefunden wird. In Wasserbecken oder -läufen mit reichlichem organischen Bodenschlamm sind die verschiedenen Chaetogaster-Arten, Naididen, Tubificiden und *Lumbriculus variegatus* heimisch, und dies in reichlicherer Menge als in den früher angeführten Becken. *Nais elinguis* und *Nais communis* fand ich — Juni 1910 — nicht so sehr frei im Schlamm als vielmehr im Innern von faulenden Fruchtkapseln und Stengeln. Jede der Kapseln beherbergte eine bis drei, meist zwei geschlechtsreife Individuen ein und derselben Art.

Besondere Vorliebe für torfiges Gewässer scheinen *Pristina longiseta*, *Dero tubicola* und auch *Slavina appendiculata* zu haben.

An dieser Stelle sei auch noch bezüglich des Verhaltens von *Tubifex* und *Lumbriculus* bei Berührung oder Erschütterung des Bodens gesprochen, da entgegengesetzte Angaben vorliegen. Beide Arten besitzen ganz charakteristische Schutz- bzw. Abwehrbewegungen.

Während sich *Tubifex* (*T.*) *tubifex* mit größerer oder geringerer Schnelligkeit spiralig aufrollt, sucht *Lumbriculus* durch peitschenartige, intensive Bewegung der Gefahr zu entrinnen, dabei vermag er kleinere Strecken schwimmend zu durcheilen. Daß beide Arten schon aus der Haltung ihrer Hinterenden in Schlammkulturen voneinander zu unterscheiden sind, wurde bereits von F.v. WAGNER (94) hervorgehoben und durch eine seiner Arbeit beigegebene Tafel veranschaulicht.

Schließlich sei noch der Schlammkulturen von *Tubifex* (*T.*) *tubifex* (hier schließen sich auch die andern von mir beobachteten *Tubificiden* an) und *Lumbriculus variegatus* gedacht. KLUNZINGER (39) berichtet über Kulturen von *Tubifex* (*T.*) *tubifex* — seiner Beschreibung nach ist es aber unzweifelhaft *Lumbriculus variegatus* — daß sie $1/2$ Jahr lang am Leben bleiben und wedeln, wenn in der Kultur ein kleiner See sich findet; ferner daß die Tiere außerordentlich lebenszäh sind und lange Zeit frisches Wasser entbehren können. Nach meinen Befunden verhalten sich *Tubifex* und *Lumbriculus* in Schlammkulturen ganz verschieden und von KLUNZINGERS Angaben abweichend. Während die von *Tubifex* sich nur schlecht längere Zeit halten, selbst wenn reichlich Schlamm vorhanden ist und für ständigen Wasserwechsel gesorgt wird, sind die von *Lumbriculus* auch noch nach Monaten am Leben, dabei können sie des Schlammes und des Wasserwechsels fast ganz entbehren. Wird *Tubifex* mit nur wenig Schlamm aufbewahrt, so ballen sich die Tiere meist zu einem, seltener zu zwei oder mehreren Klumpen zusammen, wie sie FR. v. WAGNER abbildet, indem sie mit den Vorderkörpern das dichte centrale Geflecht bilden — sehr häufig benutzen sie als Mittelpunkt irgendeinen Fremdkörper — und mit den frei von sich gestreckten Hinterkörpern ständig hin und her pendeln. Ich konnte ferner die Beobachtung machen, daß diese Ballen in der Nacht, seltener bei Tage, zum Teil aufgelöst werden und die Tiere nach kurzer Zeit des Herumkriechens sich wieder vereinigen. So wird es auch erklärlich, wie es kommt, daß der Wurmballen von einer Ecke des Aquariums auf die andere wandert, obwohl es ruhig gestanden hat. *Lumbriculus variegatus* dagegen ballt sich nie zusammen, sondern liegt wenn sich faulende Blätter und Knäuel aus Algenfäden im Glase finden, vollkommen gerade gestreckt unter bzw. zwischen diesen und kommt nur selten zum Vorschein.

Daß beim Absterben der Tubificidenkulturen das Hinterende der einzelnen Individuen eine schmutziggraue Farbe annimmt und

eine Anzahl von Segmenten abgeschnürt werden, diese Angabe Abels (1) kann ich bei allen von mir und im Institutaquarium gehaltenen Exemplaren bestätigen.

B. Histologischer Teil.

Dieser Teil der Arbeit bezieht sich vornehmlich auf *Isochaeta virulenta*, enthält aber auch Bemerkungen über den Bau der »Seitenlinie« bei *Tubifex (Tubifex) tubifex* Müll., *Limnodrilus Hoffmeisteri* Clap., *Limnodrilus Udekemianus* Clap., *Limnodrilus Claparèdeianus* Ratzel und *Lumbriculus variegatus* Grb., sowie Angaben über den Geschlechtsapparat von *Tubifex (T.) tubifex*.

Das einschichtige, von einer durchsichtigen, vollständig homogenen, 2 μ dicken Cuticula bedeckte Epithel, besteht seiner Hauptmasse nach, wie bei den meisten Tubificiden, vornehmlich aus cylindrischen Zellen, zwischen denen sich da und dort Drüsen- und Sinneszellen vorfinden; die letzteren treten hauptsächlich an den beiden Körperenden auf, und unterscheiden sich von den übrigen durch ihre spindelförmige Gestalt. Weiterhin traf ich noch eigentümliche zellige Elemente an, über deren Bedeutung ich jedoch nichts auszusagen vermag. Sie treten in größerer Menge in den vordersten und hintersten Segmenten auf — so zählte ich am viertletzten Körpersegment 35 solcher Zellen — fehlen in den mittleren Abschnitten jedoch nicht vollständig. Diese Zellen, deren Durchmesser 1—6 μ beträgt, sind meist von rundlicher, seltener eiförmiger Gestalt. Das Protoplasma ist homogen und färbt sich nur wenig oder mäßig stark rot (Eosin) (Fig. 8 und Fig. 11 z), während der große, runde, homogen erscheinende Kern eine intensive blaue Färbung durch Hämatoxylin (Fig. 8 z_1; Fig. 9 z_1; Fig. 11 z) erhält. Centrosomen vermochte ich nicht mit Sicherheit nachzuweisen. In einzelnen Zellen (Fig. 10) waren an Stelle eines Kernes deren zwei vorhanden, die an den Polen der leicht ovalen Zelle gelegen waren. In andern Fällen schien der Kern in eine große Zahl kugeliger Stücke von sehr ungleicher Größe zu zerfallen. So zeigt die Zelle z_2 in Fig. 9 zwei große Kernfragmente und vier kleine. Gelegentlich enthält der Kern auch einen hellen, vacuolenartigen Fleck, wie dies aus Fig. 8 z_1 ersichtlich. Es will mir scheinen, daß es sich in den zuletzt genannten Fällen (Fig. 9 z_2; Fig. 8 z_1) um eine direkte Teilung des Kernes bzw. Fragmentation handelt, während Teilung der Zelle selbst nicht beobachtet wurde.

Diese Zellen liegen fast durchaus zwischen den basalen Teilen der

Epithelzellen, seltener rücken sie etwas gegen die Mitte des Epithels oder sie finden sich noch im Bereich der Ringmuskelschicht; weiterhin sei darauf hingewiesen, daß ganz ähnliche Zellen auch in der Umgebung des Gehirns, diesem anliegend vorkamen. Anfänglich vermutete ich, daß es sich um Licht perzipierende Elemente, wie solche von Hesse (33) bei Lumbriciden und anderen nachgewiesen worden sind, handeln möchte. Jedoch mit Rücksicht auf den Mangel jener eigentümlichen Körper, die von Hesse als charakteristisch für die Licht perzipierenden Zellen der genannten Formen beschrieben wurden, und weiterhin das vollständige Fehlen eines Fortsatzes, der als Nervenfaser gedeutet werden könnte, bin ich von dieser Anschauung abgekommen. Man könnte ferner daran denken, daß die in Rede stehenden Zellen als Lymphocyten aufzufassen seien, die in das Epithel eingedrungen wären, doch auch diese Annahme vermag ich nicht weiterhin zu stützen, da ich niemals in der Leibeshöhle derartige Zellen aufgefunden habe, und die im Cölom befindlichen zelligen Elemente histologisch ein andres Bild bieten, insofern sie den Peritonealzellen gleichen, mit fein granuliertem Plasmakörper und Kern.

Im Bereiche der Klitellar-Region, welche sich über die hintere Hälfte des zehnten und das ganze elfte Segment erstreckt, besitzen die Epithelzellen eine bedeutendere Höhe. Die Drüsenzellen treten in etwas größerer Anzahl auf, doch sind sie niemals in so großer Menge und so enorm mächtig ausgebildet vorhanden, wie dies bei *Tubifex (T.) tubifex* an dieser Stelle der Fall ist.

Der Hautmuskelschlauch besteht aus je einer Schichte von Ring- und Längsmuskeln, die durch eine Basalmembran — von von Bock (8) für die meisten Oligochaeten nachgewiesen und als Basalmembran bezeichnet — getrennt werden. Die Ringmuskeln sind dem Epithel so dicht angeschmiegt, daß sie förmlich in Lücken zwischen den Epithelzellen zu liegen kommen; eine Beobachtung, die auch schon Ratzel (60) und Nasse (56) gemacht haben. Hieraus erklärt sich, daß die Ringmuskelschicht an Zupfpräparaten und an Mazerationspräparaten in Verbindung mit dem Epithel bleibt, und sich, wie ich Vejdovský (82) entgegen behaupten muß, leicht von der darunterliegenden Längsmuskelschicht abtrennt.

Hinsichtlich des Baues der Ringmuskelfasern stehen sich die Anschauungen der Autoren gegenüber. Auf der einen Seite finden wir Ratzel (61), Claparède (16), Cerfontaine (15), Ude (80), Rohde (64), Vejdovský (82) u. a. auf der anderen Seite Hesse (32), von Bock (8) Goodrich (27) und Rosa (66), während bezüglich der

Längsmuskeln der limicolen Oligochaeten eine größere Übereinstimmung herrscht.

Ratzel unterscheidet bekanntlich in seiner grundlegenden Arbeit nematoide Muskeln, Hirudineenmuskeln, sowie einfache Muskelfasern. Die ersten fand er in der Längsmuskulatur der Enchytraeiden und Tubificiden, die zweite Art, die durch ein »Umschlossensein körniger Marksubstanz durch eine Röhre fibrillärer Substanz« ausgezeichnet sind, beobachtet er bei Enchytraeiden und in der Ringmuskelschicht von *Tubifex*, und Leydig (43) beschreibt sie von *Phreoryctes Menkeanus* und bildet überdies auf Taf. XXII, Fig. 3 und 4, der genannten Arbeit Muskeln ab, die seiner Ansicht nach einen Übergang von Hirudineenmuskeln zu nematoiden darstellen, welch letztere zuerst von Schneider (70) für Nematoden näher geschildert worden waren. Die einfachen Muskelfasern bestehen nur aus fibrillärer Substanz, sie entbehren der Marksubstanz und die Kerne liegen am Rande der meist bandförmigen Fasern, welche die Ring- und Längsmuskulatur von *Lumbricus*, *Nais* und *Chaetogaster* ausschließlich, von *Lumbriculus* und *Tubifex* (Ringmuskulatur) teilweise bilden.

Die Anschauungen Ratzels sind nun, soweit die Längsmuskulatur in Betracht kommt, später dahin berichtigt worden, daß sie ausschließlich von nematoiden Fasern zusammengesetzt werden; eine Anschauung, der ich mich auf Grund meiner Untersuchungen anschließen kann.

Nematoide Muskeln sollen nach Hesse (32), von Bock (8), Goodrich (27) und Rosa (66), zu mindestens bei den Enchytraeiden, *Chaetogaster*, *Nais*, *Tubifex* und *Lumbriculus* und Verwandten auch die Ringmuskulatur zusammensetzen, während Vejdovský (72), Ude (79) usw., wie früher angedeutet, der Meinung sind, daß diese aus einfachen Fasern bzw. Hirudineenmuskeln besteht.

Von der Ansicht ausgehend, daß alle Ringmuskeln nematoider Natur sind, hat sich Hesse dahin ausgesprochen, daß sich in den »Semperschen Seitenlinien« die Sarcoplasmaanteile sämtlicher Ringmuskeln zusammendrängen. Ich kann mich dieser Auffassung jedoch nur in so weit anschließen, als auch ich annehme, daß zwar die »Seitenlinie« zum größten Teil vom sarcoplasmatischen Anteil der in Rede stehenden Muskeln gebildet wird, daß aber auch Sinneszellen mit in Betracht kommen, und weiterhin nicht das gesamte Sarcoplasma der Ringmuskulaturzellen in den »Seitenlinien« angehäuft ist, sondern daß auch an andern Stellen, besonders am Hinterende, Kerne zu finden sind, die als den Ringmuskeln zugehörig anzusprechen sind. Hierbei

kann der sarcoplasmatische Anteil dieser Muskelfasern bedeutend reduziert sein. In den Fig. 14 und 15 habe ich Bilder gegeben, in denen Querschnitte durch jene Stellen der Muskelfasern dargestellt sind, an welchen sich Muskelkerne finden. Aus diesen Figuren erhellt auch weiterhin, wie außerordentlich reduziert die Menge des Sarcoplasmas sein kann. In Fig. 15 erscheint die innere Plasmamasse, d. h. die zwischen den beiden fibrösen Schenkeln gelegene, vollständig geschwunden, dasselbe gilt auch für den sarcoplasmatischen Anhang und es liegt der Kern der contractilen Schicht direkt auf. Derartige Bilder dürften es auch gewesen sein, die die alten Forscher dazu verleitet haben, anzunehmen, daß es sich hier um einfache Muskelfasern und nicht um nematoide handelt. Ich möchte noch hervorheben, daß man alle Übergänge von diesen scheinbar einfachen Fasern zu typisch nematoiden findet und zwar besonders deutlich ausgebildet im Kopflappen und im ersten Segment. In diesen beiden Körperabschnitten, in denen ja bekanntlich die »Seitenlinien« fehlen, kommen die Sarcoplasmaanteile der Ringmuskelfasern an den verschiedensten Stellen zu liegen. Vornehmlich trifft man sie in der dorsalen Medianlinie und ventral in der Nähe der Mundöffnung an. Hierbei kann man auch hier wieder die Beobachtung machen, daß die sarcoplasmatischen Anteile der einzelnen Muskelfasern, in den meisten Fällen innerhalb der Längsmuskelschicht zu liegen kommen.

Die Ringmuskulatur zeigt, wie dies von Bock (8) auch an der von *Lumbriculus variegatus* nachgewiesen hat, eine Tendenz sich in »Kolonnen« zu legen. Während sich aber bei *Lumbriculus* stets mehrere (3—6) ungefähr gleich starke Muskelfasern zu einer »Kolonne« vereinigen, und so zwischen der Längsmuskelschicht und der Epidermis röhrenartige Bildungen zustande kommen, werden bei *Isochaeta*, *Limnodrilus* und *Tubifex* — bei der zuletzt genannten Form am undeutlichsten — die »Kolonnen« dadurch gebildet, daß stärkere Ringmuskeln zwischen die Epidermiszellen eindringen, und in dem Raume, der zu beiden Seiten von den Muskelfasern, oben (proximal) von der Längsmuskulatur und unten (distal) von den Epidermiszellen gebildet wird, schwächere Muskelfasern und wenig Bindegewebe zu liegen kommen.

Auf Querschnitten durch das Tier (d. h. also Längsschnitten durch die Ringmuskeln) kann man zwischen den Ringmuskeln (Fig. 12 u. 13) häufig Kerne beobachten, die eine Länge von 11—13,2 μ und eine Breite von 2—2,6 μ aufweisen. Besonders zahlreich sind dieselben in dem noch wachsenden Hinterende, wo sie geradezu oft in ein und demselben Schnitt in der ganzen Peripherie verteilt zu finden sind;

neben schön ausgebildeten Kernen sind fernerhin in den vorderen und mittleren Körpersegmenten Kerne vorhanden, die allem Anschein nach in Degeneration begriffen sind und es ist meines Erachtens die Ansicht nicht von der Hand zu weisen, daß ein Teil der Ringmuskulatur überhaupt einer Auflösung unterliegt, denn hieraus dürfte sich die verhältnismäßig geringe Zahl der Ringmuskeln den Längsmuskeln gegenüber erklären.

Man könnte nun allerdings leicht verleitet werden, Kerne, die dem zwischen den Muskelfasern befindlichen Bindegewebe zugehören, als Muskelkerne zu betrachten, jedoch bei genauerem Zusehen lassen sich beide Kernarten mit genügender Sicherheit unterscheiden, speziell an Präparaten, welche mit van Giesonscher Flüssigkeit gefärbt worden sind. Die Muskelkerne sind langgestreckt, von spindelförmiger Gestalt, die Bindegewebskerne sind mehr oder weniger rundlich oder leicht oval.

Bezüglich der Längsmuskelfasern habe ich schon hervorgehoben, daß sie alle den nematoiden Typus aufweisen. Ob aus einer Bildungszelle mehrere Längsmuskelfasern hervorgehen, wie Fraipont (24) angibt, oder ob nur eine Faser gebildet wird, darüber habe ich mir kein abschließendes Urteil bilden können. Für Ringmuskeln glaube ich annehmen zu dürfen, daß jeder Bildungszelle nur eine Muskelfaser entspricht, diese sich aber in mehrere Fibrillenbündel aufzulösen vermag.

Zwischen den einzelnen Ring- und Längsmuskelfasern findet sich mehr oder weniger reichlich Bindegewebe und zwar ist bei *Lumbriculus variegatus* dasselbe zwischen den Ringmuskeln in größerer Menge vorhanden als zwischen den Längsmuskeln; bei den übrigen Formen ist das Verhältnis gerade umgekehrt. Nach von Bock (8) wirkt dieses Bindegewebe als Isoliermasse, um die Muskeln vor dem Zusammengedrücktwerden und vor Reibung zu bewahren. Zu dieser seiner Ansicht kommt von Bock durch die Beobachtung, daß die Formen, die die energischesten Bewegungen ausführen, wie *Lumbriculus*, die reichlichste Entwicklung desselben zeigen, während bei den anderen Arten, wie *Tubifex* und *Limnodrilus*, denen ich auch noch *Isochaeta* anreihen kann, die nie so energische Bewegungen vollführen, auch der Bindegewebebelag zwischen den Muskelfasern nicht so mächtig ausgebildet ist.

Auf die Transversalmuskeln, die in jedem Segment die dorsalen und die ventralen Borstenbündel jeder Seite miteinander verbinden, werde ich später, bei der Besprechung der »Seitenlinie«, näher eingehen.

Das Peritoneum besteht aus großen oft vielfach verästelten Zellen, deren Protoplasma ein mehr oder weniger grobgranuliertes

Aussehen aufweist. Die Kerne sind von verschiedener Gestalt, teils schmal und langgestreckt, teils groß und rund, und zwar findet man die ersteren in jenen Zellen, die den Längsmuskeln direkt anliegen, die letzteren in den Peritonealzellen der Dissepimente. Im Gegensatz zu NASSE sei hervorgehoben, daß auch die Gonaden einen peritonealen Überzug besitzen. Ein solcher fehlt nur den peripheren Gefäßschlingen, wie BERGH (3) an DITLEVSENS Tubificide (= *Psammoryctes illustris*) gezeigt hat.

An jedem Segmente sind zwei Paar Borstenbündel vorhanden, die eine verschiedene Anzahl von Borsten umschließen, wie bereits im ersten Abschnitt dieser Arbeit gezeigt wurde. Jedes Borstensäckchen wird gebildet von den Matrixzellen der Borsten und von Muskeln, die aus der Ringmuskulatur, aus der Längsmuskulatur und aus den Transversalmuskelzügen hervorgehen. Diejenigen Muskeln, die das Vorstrecken beziehungsweise das Zurückziehen der Borsten zu vollziehen haben, lassen sich gleichfalls von den genannten Muskelzügen herleiten, insofern die den Borstenenden zunächst liegenden, sich nahe dem distalen inneren Boden des Säckchens anheftenden Muskeln aus der Ringmuskulatur entspringen, während die sich am äußersten distalen Bodenrande, und unter einem größeren Winkel, als die zuerst genannten abziehenden, der Längsmuskellage entstammen. Die Transversalmuskeln durchsetzen den Grund des Borstensäckchens und nehmen dicht an den Borsten vorbeiziehend in den seitlichen Wänden zwischen den übrigen muskulären Elementen ihren Verlauf; ein Teil ihrer Fibrillen heftet sich auch am Grunde des Säckchens fest.

Betreffs des Baues und der Entstehung der Borsten selbst verweise ich auf die Angaben VEJDOVSKÝS (82). Hinzugefügt sei noch, daß nach meinen Beobachtungen die Bildung der Borsten scheinbar in zwei Etappen erfolgt. Zunächst bilden sich die distalen Stücke bis ungefähr zum Nodulus und dann der übrige proximale Teil. Unterstützt wird meiner Ansicht nach diese Auffassung dadurch, daß an der genannten Stelle die Borsten besonders leicht brechen und man häufig in den Borstensäckchen nur noch den proximalen Teil antrifft, während der distale fehlt. Ob der proximale Teil ebenfalls später abgestoßen wird, oder wie VEJDOVSKÝ (82) für Enchytraeiden u. a. angibt, in die Leibeshöhle gelangt und dort aufgelöst wird, vermag ich nicht zu sagen, jedenfalls habe ich nie Stücke der Borsten in der Leibeshöhle angetroffen. Wie wohl ich an vielen Individuen diese Erscheinung des Abbrechens beobachtete, will ich dieses etappenweise Wachstum nicht als allgemein gültig bezeichnen, da mir Beobachtungen an Embryonen und sehr jungen Tieren fehlen.

Die Dissepimente sind ventral durchbohrt und es erfolgt durch diese Öffnungen die Kommunikation der Leibeshöhlenflüssigkeit und der wenigen in dieser flottierenden Lymphkörperchen mit den aufeinanderfolgenden Segmenten. Die Dissepimente bestehen bei vorliegender Form, gleich wie bei den andern Oligochaeten, aus Muskelfasern und zwischen diesen sich erstreckendem Bindegewebe. Die entweder einfachen oder nematoiden Muskelfasern gehen zum größten Teil aus der Längs- bzw. Ringmuskulatur des Hautmuskelschlauches hervor, zum Teil lassen sie sich nicht auf Elemente desselben zurückführen. In Fig. 23 (Taf. XXIX) habe ich den Verlauf der wichtigsten Muskeln eines Dissepimentes in schematischer Weise dargestellt. Von Längsmuskeln leiten sich die mit *a* bezeichneten Muskeln ab, die im allgemeinen radiär um den Darm angeordnet sind, hauptsächlich der Dorsalseite des Tieres bzw. Dissepimentes angehören und am schwächsten von allen Muskeln ausgebildet sind. Nur wenige von ihnen überschreiten die Seitenlinie. Die aus den Ringmuskeln kommenden Faserzüge sind mit *b* bezeichnet; sie durchsetzten in querer Richtung in der Höhe der Seitenlinie die Dissepimente. Zu denjenigen Muskeln, welche weder auf Ring- noch auf Längsmuskeln sich zurückführen lassen gehören die mit *c*, *d* und *e* bezeichneten Gruppen. Die mit *c* bezeichneten gehören der dorsalen Partie des Septums an; sie inserieren einerseits an der Körperwand, ungefähr gleich weit von der Seitenlinie und der dorsalen Mittellinie entfernt, und strahlen von hier fächerförmig gegen den Darm aus; einige wenige (c_1) verlaufen direkt von einer Seite zur andern, wie Fig. 23 zeigt. Aus der genannten Figur erhellt auch ohne weiteres der Verlauf jener Muskelbündel, die rechts und links von der Medianlinie, ihr am meisten genähert, an der Ringmuskulatur ihren Ursprung nehmen und im Bogen sich zu den Seitenlinien begeben; einzelne Muskelfasern nehmen ihren Weg zur übrigen Darmmuskulatur. Die am stärksten ausgebildeten sind wohl die auf der Ventralseite zwischen den Längsmuskelzügen ihren Ursprung nehmenden Fasern (*e*), die sich in vier dorsalen und zwei ventralen Kreisen um das Darmrohr und in zwei dorsalen und einem ventralen Kreis um das Bauchmark legen. Die mit *d* bezeichneten Muskelbündel inserieren einerseits dorsal und ventral von den Seitenlinien an der Körperwand und verlaufen von hier in leichtem Bogen gegen die dorsale und ventrale Körperseite, wo sie dicht neben der Medianebene ihr Ende finden. Zu diesen Muskelgruppen rechne ich auch noch jene Fasern (d_1), die von den letztgenannten Stellen darmwärts ziehen. Der ventralen Seite des Dissepimentes gehören jene auffallend dicken Faserzüge an, die bogen-

förmig teils das Darmrohr, teils das Bauchmark umgeben und sich zwischen den Längsmuskeln der Ventralseite verlieren. Die außerdem noch auftretenden, zwischen Darmrohr und Bauchmark sich kreuzenden oder schief verlaufenden starken oder mäßig starken Muskelfasern, sind Seitenzweige der circulär verlaufenden Fasern.

Von Mesenterien, wie sie VEJDOVSKÝ (82) für die meisten Oligochaeten annimmt und zum größten Teil auch nachgewiesen hat, konnte ich bei *Isochaeta* nichts beobachten, wohl aber scheinen solche bei *Dero tubicola* in der Zweizahl vorhanden zu sein.

Nephridien fehlen gänzlich in den I.—VI. sowie in den letzten Segmenten; bei geschlechtsreifen Individuen vermissen wir sie dann auch in dem IX.—XII. Segmente. Die schlanken becherförmigen Wimpertrichter (Fig. 18, Taf. XXIX) und ein kurzes Stück des Nephridialkanales eines jeden Nephridiums liegen vor den Dissepimenten; dicht hinter einem jeden derselben steigt der in mehrere Schlingen gelegte Nephridialkanal dorsalwärts, dann bildet er eine lange, kaudal gerichtete Schleife und wendet sich wieder mehrfach Schlingen formend, kopfwärts; direkt vor dem ventralen Borstensäckchen verbindet er sich mit einer contractilen, birnförmigen Blase, die ihrerseits die Kommunikation mit der Außenwelt herstellt. Die Windungen des ganzen Nephridialkanales werden gebildet von fein granulierten, kubischen, cilientragenden Zellen, die mit Ausnahme des zuerst erwähnten, dorsalwärts aufsteigenden, von bläschenförmigen Drüsenzellen umgeben werden, wie ähnliche auch LEYDIG (43), R. LANKESTER (42) u. a. für *Tubifex (T.) tubifex* beschrieben haben. Das dünne Epithel der contractilen Endblase entbehrt der Cilien, doch ragen diejenigen des anschließenden Kanalstückes in sie hinein.

Der Wimpertrichter (Fig. 18, Taf. XXIX) besteht aus zwei großen Zellen, die in ihrem feineren Bau denen des Kanales entsprechen.

Sowohl das centrale als auch das periphere Nervensystem entspricht im allgemeinen dem der Tubificiden und schließt sich speziell durch das Vorhandensein eines mittleren unpaaren Gehirnfortsatzes oder Lappens enger an das von *Limnodrilus* an; unterscheidet sich aber von diesen durch die auffallende Dicke des erwähnten Fortsatzes (Fig. 22 *c*, Taf. XXIX). Die beiden hinteren, durch eine Furche deutlich voneinander getrennten Gehirnlappen (Fig. 22 *g*) sind infolge reichlichen Ganglienzellenbelages mächtig angeschwollen und lassen median gelagerte, durch einen tiefen Einschnitt von ihnen getrennte, kleinere Lappen (*h*) erkennen, die ebenfalls reichlich mit Ganglienzellen belegt sind. Zwischen diesen Gehirnlappen (zwischen *h* und *g*) dringen

die von der Dorsalseite und von rückwärts kommenden nach vorn zum Pharynx und zur ventralen Wand des Kopflappens ziehenden Muskelfasern in das Gehirn ein und durchsetzen dieses.

Jene vordere Fläche des annähernd quadratischen, bis ins zweite Segment reichenden Gehirns, ist in drei Lappen, zwei dorsale und einen ventralen gespalten. Aus der Spitze des obersten und am seitlichsten gelegenen, dorsalen Lappen (Fig. 22 *a*) entspringen feine Nerven, die in den Kopflappen eintreten und sich an dessen dorsaler und lateraler Seite ausbreiten. Ein zweiter, etwas mehr median gelegener Fortsatz (*b*) geht von der unteren Fläche des erwähnten Fortsatzes aus und endet unterhalb der Kopflappenspitze im Epithel. Der ventrale Gehirnlappen ist an seiner Ursprungsstelle erheblich dicker als die dorsalen und wendet sich rasch, an Mächtigkeit abnehmend, in steilem Bogen nach abwärts, um aus sich die Schlundkommissur (*c*) der betreffenden Seite hervorgehen zu lassen. Von der Schlundkommissur entspringen wieder mehrere Nerven; der zunächst abzweigende Nerv verläuft zur ventralen Kopflappenseite und endet dicht vor der Mundöffnung. Der nun folgende Nervenast versorgt die dicht hinter der Mundöffnung gelegenen Teile der Körperwand mit nervösen Elementen, während der kurz vor der Vereinigungsstelle der beiden Schlundkommissuren zum Bauchmark aus jeder derselben abzweigende Nervenast die etwas entfernter liegenden Bezirke innerviert.

Der mittlere, unpaare, rings von Muskelfasern umgebene Gehirnlappen entsendet von seinem infolge von reichlichen Ganglienzellenbelag verdickten, freien Ende einen Nerven, der gleichfalls längs der Muskelfasern seinen Verlauf nimmt, zur Spitze des Kopflappens zieht (Fig. 19 *md*, Taf. XXIX) und dort wahrscheinlich mit Sinneszellen in Verbindung tritt.

Ob vom Gehirn aus auch Nervenfasern zum Pharynx und zum Ösophagus ziehen, konnte ich nicht mit Sicherheit nachweisen, da sich an diesen Stellen zahlreiche Muskel- und Bindegewebsfasern finden.

Das im 2.—4. Segment in Übereinstimmung mit *Tubifex* und *Limnodrilus* in seinem ganzen Verlauf ventral und lateral mit Ganglienzellen dicht bedeckte Bauchmark, läßt in allen folgenden Segmenten außer den Ganglienzellen freien Teil deutlich drei Ganglienanschwellungen erkennen (Fig. 20, Taf. XXIX), und zwar eine vordere schwächere ferner zwei stärkere hintere, die durch eine mäßig tiefe Furche von einander getrennt sind. Was die aus dem Bauchstrang hervorgehenden Nerven betrifft, so verhalten sich alle Segmente mit

Ausnahme der beiden Geschlechts- und der letzten Segmente übereinstimmend. In jedem Segmente entspringen aus dem Bauchstrang vier Paare von Nerven. Diese vier Nervenpaare, von denen die beiden hinteren erheblich stärker sind als die vorderen, verlaufen zwischen Ring- und Längsmuskulatur zur dorsalen Seite des Körpers und bilden mithin förmliche Nervenringe, die in der Medianebene auf der Ventralseite unterbrochen zu sein scheinen, wie dies aus Fig. 21, Taf. XXIX, hervorgeht. Ähnliche Angaben finden wir auch bei Hesse (32) und Vejdovský (82), doch lassen es die genannten Autoren dahingestellt, ob nicht auch eine ähnliche Unterbrechung wie auf der Ventralseite sich auf der Dorsalseite vorfindet, während ich eine Verbindung auf der Rückenfläche mit Sicherheit konstatieren konnte. Hervorzuheben ist weiterhin, daß der erste Nervenast, der dem Dissepiment außerordentlich genähert ist, bald nach seinem Ursprung jederseits Zweige zum Darm und zu den Blutgefäßen abgibt und zwar steigen diese Äste an der hinteren Fläche des Dissepimentes zu dem genannten Rohre und den Gefäßen hinauf. Das von Vejdovský (82) angegebene fünfte Nervenpaar, das unmittelbar vor dem hinteren Dissepimente eines jeden Segmentes aus dem Bauchmark austreten soll, konnte ich nicht finden.

Bezüglich des feineren Baues verweise ich auf die einschlägige Literatur [Leydig (43), Beddard (8), Claparède (17), Vejdovský (82) u. a.] und füge nur hinzu, daß die drei Neurochorde schwächer ausgebildet sind als bei *Tubifex* und *Limnodrilus*.

Die bei allen limicolen Oligochaeten auftretenden Seitenlinien, wurden zuerst von Semper (72) nachgewiesen und mit den gleichnamigen Gebilden bei den Fischen analogisiert; bei *Chaetogaster* sollten diese Gebilde dem genannten Autor zufolge fehlen. Vejdovský (82) hat jedoch diesen Irrtum richtig gestellt, indem er schreibt: »daß die ‚Ganglienzellenstränge' — so bezeichnet Vejdovský die Seitenlinie — nicht selten auf kurze Strecken unterbrochen sind«. Weiterhin sagt Vejdovský: »bei den Naidomorphen sind die Ganglienzellenstränge in der ganzen Körperlänge leicht zu verfolgen, vornehmlich bei *Nais elinguis* und *Slavina appendiculata* . . . Bei der letzten genannten Art sieht man, daß sie in der Kopfregion an der Stelle, wo das Gehirnganglion in die Schlundcommissuren übergeht, direkt mit dem Centralnervensystem zusammenhängen. Dieser Zusammenhang der lateralen Ganglienzellenstränge mit dem Centralnervensystem läßt sich übrigens bei allen Arten nachweisen, wo die Nervenstränge deutlicher hervortreten, wie es Taf. VIII, Fig. 19, *ss* veranschaulicht und

wie es zuerst SEMPER (72) bei *Psammoryctes barbatus* (Taf. XI, Fig. 3 *sl*) darstellt«.

Ob sich der Nerv aber der ganzen Seitenlinie entlang hinzieht, konnte VEJDOVSKÝ und alle andern Forscher nicht entscheiden, weshalb genannter Autor vorschlägt, die Seitenlinien der Oligochaeten so lange als der Nervenfaserverlauf in denselben nicht nachgewiesen wird als »Ganglienzellenstränge« zu bezeichnen.

Hatte man also bis nun die Seitenlinie als nervöses Element betrachtet, so wollte HESSE (31 u. 32) an Enchytraeiden, *Chaetogaster diaphanus, Nais elinguis, Stylaria lacustris, Tubifex rivulorum, Limnodrilus udekemianus* und *hofmeisteri* und *Lumbriculus variegatus* den Nachweis erbracht haben, daß diese Zellenanhäufungen längs zweier lateralen Linien nichts anderes seien als die protoplasmatischen Teile der Ringmuskelfasern. Außer VON BOCK (8), der überdies längs der Seitenlinie zwischen Epidermis und Ringmuskelschicht bei *Lumbriculus variegatus* Grb. einen »Lymphkanal« nachgewiesen haben will, schlossen sich nur zwei Forscher, GOODRICH (27) und ROSA (66), dieser von HESSE (32) vertretenen Ansicht an.

Ich habe diese Seitenlinien bei *Tubifex* (*T.*) *tubifex, Limnodrilus udekemianus, Limnodrilus hofmeisteri, Isochaeta virulenta* und *Lumbriculus variegatus* eingehender untersucht und bin zur Anschauung gekommen, daß sie, wie früher erwähnt, zum größten Teil aus den sarcoplasmatischen Teilen der Ringmuskelzellen bestehen, daß aber auch Ganglienzellen sich in ihnen vorfinden, die zu mindestens dort angetroffen werden, wo die aus dem Bauchmark kommenden Nervenfasern die Seitenlinien kreuzen und Fasern zu denselben entsenden. Ferner kann ich die Angaben VEJDOVSKÝS (82) und HESSES (32), daß die Seitenlinien vom Gehirnganglion bzw. Schlundcommissuren aus einen Nervenast empfangen bestätigen; über den weiteren Verlauf dieses Nervens vermag auch ich nichts auszusagen.

Diese Ganglienzellen der Seitenlinie sind uni- bis multipolar und lassen, von einer zarten Membran umschlossen, im Innern bei stärkster Vergrößerung ein deutlich feingranuliertes Plasma erkennen, wobei die einzelnen Granula in Längsreihen angeordnet sind (Taf. XXIX, Fig. 25 *sl*). Die ein Kernkörperchen enthaltenden Kerne liegen in dem proximalen, birnförmig angeschwollenen Teil und scheinen von einem helleren Protoplasmahof umgeben zu sein. Von diesen Ganglienzellen gehen nun wiederum feine Fasern zu den Epithelzellen, wo sie mit eigentümlichen, alsbald zu beschreibenden Zellen in Verbindung zu treten scheinen.

Zieht man nun all das Vorgebrachte in Betracht, so kann ich weder dem Ausdrucke »Seitenlinie« im Sinne SEMPERS, noch dem »Ganglienzellenstränge« im Sinne VEJDOVSKÝS beipflichten, sondern möchte die Bezeichnung »Seitenlinie«, da sie infolge ihres langen Gebrauches nur mehr schwer durch eine andere ersetzt werden könnte, beibehalten, und die »Seitenlinie« als eine bei den limicolen Oligochaeten an jeder Seite der Körpers vom zweiten Segment an bis ans Hinterende sich erstreckende Zellenreihe, die aus Ganglienzellen und den sarcoplasmatischen Anteilen der Ringmuskelzellen zusammengesetzt ist, definieren.

VON BOCK (8) beschreibt für *Lumbriculus, Chaetogaster* und einige Naididen einen jederseits zwischen Epithel und der »Seitenlinie« in der Längsrichtung des Wurmes verlaufenden Kanal, den er allerdings nicht in ganzer Ausdehnung verfolgen konnte und der erfüllt sein soll von einer feinen fibrösen Substanz (ein Gerinsel einer Flüssigkeit), die ab und zu Kerne enthält. Er hält diesen, stets in der Radiärrichtung zusammengedrückten Kanal für einen Lymphkanal. Ich finde an jenen Stellen, an welchen der von VON BOCK beschriebene Lymphkanal gelegen sein soll, also zwischen Epithel und Ringmuskulatur, langgestreckte, spindelförmige, 30—40 μ lange, in ihrem Querschnitt meist ovale Zellen, die speziell an denjenigen Stellen, an welchen sich Dissepimente und Transversalmuskeln an die Körperwand anheften, deutlich zu erkennen sind. In der Umgebung des Kernes dieser Zellen ist zumeist ein heller Hof vorhanden, der sich mehr oder weniger weit gegen die Enden der Zelle erstreckt (Taf. XXIX, Fig. 24 *sz*); hierdurch können nun besonders an geschrumpften Präparaten kanalartige Bildungen vorgetäuscht werden. Ich habe den Eindruck erhalten als ob diese Zellen es seien, welche mit den von mir als Ganglienzellen in Anspruch genommenen Zellen in Verbindung stünden.

Im Anschluß an die Ausführungen über die Seitenlinie seien auch noch die Transversalmuskeln erwähnt, da sie mit diesem Organ in innigem Zusammenhang zu stehen scheinen.

Diese Muskelzüge, die die dorsalen und ventralen Borstenbündel eines jeden Segmentes auf jeder Seite mit einander verbinden, wurden zuerst von NASSE (56) an *Tubifex rivulorum* = *Tubifex (T.) tubifex* nachgewiesen und beschrieben, jedoch ist ihm der sarcoplasmatische Teil, der sich in die »Seitenlinie« einsenkt, entgangen. Dagegen erwähnt desselben BÜLOW (13) mit folgenden Worten: »Senkrecht von der Mitte dieses Muskels geht ein dünner Ast ab, dessen

anderes Ende mit der Seitenlinie in direktem Zusammenhang steht. Sein Zweck ist, die Retraktion der dorsalen und ventralen Borsten unabhängig von einander geschehen zu lassen; sollen z. B. nicht beide zu gleicher Zeit eingezogen werden, sondern nur die oberen, so kontrahiert sich der senkrechte Ast des Rückenmuskels und darauf seine obere Hälfte.« Außer andern Forschern, so VEJDOVSKÝ (82), HORST und PERIER ist es HESSE (32), der speziell auf diese Muskeln aufmerksam macht und sie für *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Limnodrilus udekemianus*, *Tubifex* (*T.*) *tubifex* und *Lumbriculus variegatus* nachweist und hervorhebt, daß sie infolge ihres nematoiden Baues »auf die ganze Auffassung der Oligochaetenmuskeln ein Licht werfen,« denn »sie sind ebenfalls nach der nematoiden Grundform gebaut«. In einer Anmerkung zu diesen Ausführungen (S. 46) zitiert genannter Autor die Angabe BÜLOWS und fährt fort: »Er (BÜLOW) hält also auch den Plasmateil für contractil und dem muskulösen Teil gleich beschaffen. Doch kann kein Zweifel sein, daß meine Auffassung die richtige ist.«

Dieser Ausführung HESSES, mit der ich betreffs des nematoiden Charakters der Muskeln vollkommen übereinstimme, möchte ich hinzufügen, daß meiner Ansicht nach die Auffassung BÜLOWS die richtigere ist. Denn auf mit VAN GIESONscher Flüssigkeit gefärbten Präparaten sieht man ganz deutlich den senkrechten, sarcoplasmatischen Teil, der sich in die Seitenlinie einsenkt, mit feinen Muskelfibrillen umgeben, die sich bisweilen zu ansehnlicheren Muskelfasern vereinigen. Außerdem möchte ich hervorheben, daß sich der sarcoplasmatische Teil nicht bloß in die Seitenlinie einsenkt, sondern daß er sich bis zur Basalmembran, die zwischen Ring- und Längsmuskulatur verläuft, fortsetzt. Hier heften sich die senkrechten Muskelfäserchen an, wie dies aus Fig. 17, Taf. XXIX, ersichtlich ist. Daß dieser sarcoplasmatische Muskelteil einer Kontraktion fähig ist, geht weiterhin auch daraus hervor, daß an konservierten Tieren vielfach die Epithelstrecken in der Höhe der Seitenlinie dort, wo sich die in Rede stehenden Plasmateile mit der Basalmembran verbinden, in die Tiefe gezogen erscheinen. Ferner glaube ich beobachtet zu haben, daß durch die Kontraktion sämtlicher Teile dieser Transversalmuskeln nicht allein die Borsten zurückgezogen werden können, sondern auch die dorsale und die ventrale Körperseite einander genähert werden können.

HESSE wirft ferner die Frage auf, ob nicht die Transversalmuskeln mit ihrem verlängerten Plasmateil in analogen Vergleich zu bringen seien mit den Muskeln, wie sie uns bei den Nematoden entgegentreten;

hier und dort würde ein so mächtiger sarcoplasmatischer Teil ausgebildet sein, um den Anschluß an die nervösen Elemente zu erreichen. Ich glaube nun auf Grund des früher vorgebrachten annehmen zu dürfen, daß zwischen den Transversalmuskeln der Oligochaeten und den Muskeln der Nematoden tatsächlich Analogie herrscht, insofern der Anschluß an nervöse Elemente erfolgt; freilich ist bei ersteren noch in Betracht zu ziehen, daß ihr Sarcoplasmateil bis an die Basalmembran reicht und sich mit ihr verbindet.

Wenn Hesse an einer andern Stelle seiner Arbeit von den sarcoplasmatischen Teilen der Ringmuskulatur schreibt: »An den Plasmateilen bei *Tubifex* beobachtete ich in mehreren Fällen fadenförmige Fortsätze, sollten dieselben der Verbindung mit den Nerven dienen?« und auch dementsprechende Abbildungen vorlegt (Fig. 7), so kann ich seine Angaben bestätigen, da auch mir solche Bilder zu Gesicht kamen; jedoch glaube ich ihnen eine andere Bedeutung beimessen zu dürfen. Ich habe, wie ich ja auch vermutete, nirgends eine Verbindung mit den Nerven wahrzunehmen vermocht, sondern die Fortsätze scheinen sich mit andern Muskelzellen zu verbinden, da sie nach meinen Beobachtungen nur dann auftreten, wenn vor oder hinter ihnen Transversalmuskeln oder ein Dissepiment sich findet. Ein Anschluß an nervöse Elemente im Sinne Hesses ist auch kaum anzunehmen, da ja, wie wir gesehen haben, in der Seitenlinie selbst genügend Nervenfasern und Ganglienzellen vorhanden sind, anderseits vom Bauchmark — denn dieses kommt wohl nur in Betracht — keine andern als die zwischen Ring- und Längsmuskelschicht verlaufenden Nervenfasern abzweigen.

Nach dieser kleinen Abschweifung wende ich mich wieder dem eigentlichen Thema zu und füge noch einige Worte über die Sinnesorgane hinzu. Die in der Epidermis eingelagerten Sinnesknospen stimmen mit ihren spindelförmigen Zellen mit den bei den Tubificiden allgemein bekannten überein, ebenso auch die an jungen Individuen am Kopflappen und den vorderen Segmenten auftretenden, zarten, mäßiglangen Tastborsten.

Die einzelnen zur Nahrungsaufnahme und zur Verarbeitung derselben bestimmten Organe, die Mundhöhle, der Pharynx, Oesophagus und Darm sind nicht scharf von einander abzugrenzen, sondern gehen allmählich ineinander über. Die geschlossene Mundöffnung bildet einen quer verlaufenden Spalt auf der Ventralseite, der von dem spitzen Kopflappen überragt wird. Die Unterlippe stellt ein wulstiges Gebilde dar, das von mehreren längsverlaufenden kürzeren Spalten in einzelne Lappen getrennt wird. Die die Mundöffnung umgebenden Zellen sind

große, plasmareiche Cylinderzellen, deren Kerne mehr oder weniger proximal gelegen sind.

An die im ersten Segment befindliche Mundöffnung schließt sich ohne scharfe Grenze der Pharynx an, der sich durch das zweite und dritte Segment erstreckt. Die mit langen Cilien versehenen, an ihrem basalen Ende zugespitzten, cylindrischen Zellen sind höher als die in der Umgebung der Mundöffnung und enthalten in dem basalen Teil den spindelförmigen Kern. Behufs Nahrungsaufnahme kann wie bei allen andern Tubificiden der ganze Pharynx ausgestülpt werden, wobei durch seine Bewimperung die Nahrung in den Oesophagus gestrudelt wird, an dessen Anfang sie eine zeitlang liegen bleibt und fortwährend in Rotation erhalten wird. Der Transport der Nahrung in den Oesophagus ist ein ziemlich langsamer und ruckweiser. Die Beweglichkeit des Pharynx wird durch die zahlreichen Muskeln erreicht, die als direkte Fortsetzungen der Körpermuskulatur aufzufassen sind. Sehr stark ausgebildet ist auch die von Nasse (56) bei *Tubifex rivulorum* = *Tubifex* (*T*) *tubifex* beobachtete ventrale Pharyngealtasche, die wiederum mit seichten quer verlaufenden Furchen und Erhebungen ausgestaltet ist.

Der von einem Blutgefäßplexus umgebene Oesophagus, der sich durch das vierte und fünfte Segment erstreckt, besitzt einen erheblich schwächeren Muskelbelag als der vorerwähnte Darmabschnitt. Die Zellen des ihn auskleidenden Epithels sind etwas schmäler und schlanker; im vordersten Abschnitt ist sein Lumen eng, gegen den Mitteldarm erweitert er sich.

Der Mitteldarm bietet im wesentlichen das gleiche Bild, wie bei andern Tubificiden. Auf das aus Cilien tragenden und Drüsenzellen bestehende Epithel folgt ein wohl entwickelter Gefäßplexus, an den sich eine Ring- und alsdann eine Längsmuskelschicht anschließt. Bedeckt ist der ganze Darm von den durch ihre gelbbraune Färbung auffallenden Chloragogenzellen, die übrigens vereinzelt schon im Bereich des Oesophagus, im vierten Segment, auftreten. An jenen Stellen, an welchen Dissepimente vorhanden sind, erscheint der Darm mehr oder weniger stark eingeschnürt; von den in den Dissepimenten befindlichen Muskeln setzen sich die früher erwähnten, Fig 23, Taf XXIX, mit den Buchstaben c und d_1 bezeichneten Muskeln an die Darmwand an bzw. umgeben den Darm schlingenartig (e). Gegen das Hinterende nimmt das Darmrohr an Mächtigkeit ab und mündet im letzten Segment terminal nach außen.

Das Gefäßsystem gleicht dem, wie wir es bei den Tubifici-

den vorfinden. In den ersten vier Segmenten dehnt sich lateral ein vielfach verschlungenes Gewirr von Gefäßschlingen (Seitengefäßschlingen) aus, ohne daß aber die einzelnen Gefäßschlingen miteinander anastomosieren; sie entbehren einer echten muskulösen und bindegewebigen Umhüllung. Dieses Verhalten lassen auch das Dorsal- und Ventralgefäß in den ersten Segmenten erkennen. Das Dorsalgefäß ist im sechsten und siebenten Segment herzartig erweitert und gabelt sich im Kopflappen in zwei starke Äste, die in einem schwachen, nach auswärts gedrehten Bogen sich ventral wenden und sich erst im dritten Segment zwischen dem Bauchmark und dem Darm zum Bauchgefäßstamm vereinigen. Ein Hautgefäßsystem fehlt im Vorder- und Mittelkörper gänzlich, hingegen findet es sich, wie dies von Claparède (17) für *Limnodrilus udekemianus* und von Vejdovský (82) für *Limnodrilus hoffmeisteri* angegeben wird, in den letzteren Segmenten. In den Geschlechtssegmenten entwickeln sich zur Zeit der Geschlechtsreife auf der inneren Seite dicht mit Zellen besetzte Gefäßschlingen, die von R. S. Bergh (3) an *Psammoryctes illustris* Ditlevsen = *Tubifex* (*T.*) *albicula* Michaelsen zuerst eingehender besprochen wurden, und sich durch ihren dichten Zellenbelag von allen andern Gefäßschlingen deutlich unterscheiden.

Betreffs weiterer Details über den Bau der Blutgefäße verweise ich auf die Arbeiten von R. S. Bergh (3, 4, 5), H. Freudweiler (25), Fuchs (26), Gungl (28), Sterling (73) usw.

Die Lage der männlichen und weiblichen Gonaden und der Ausführungsgänge entspricht den bei den Tubificiden allgemein bekannten Verhältnissen. Die Hoden sind einfach keulenförmig und unterscheiden sich in ihrer ersten Anlage nicht von der der Ovarien. Im Laufe der Samenreife zerfallen sie in einzelne Stücke, die eine Zeitlang in der Leibeshöhle flottieren, dann in die Samensäcke — diese stülpen sich kopfwärts in das neunte, caudal bis in das 13. Segment vor und sind stets dorsal gelegen — gelangen, hier die weiteren Umwandlungen durchmachend, wie diese von den verschiedenen Autoren angegeben werden [Nasse (56), Vejdovský (82), Hesse (32,) Bergh (3), Rosa (66) u. a.]. Die von der centralen, kugeligen oder ovalen, bis länglichen Plasmamasse abgelösten Spermien füllen schließlich den Samentrichter dicht gedrängt aus, und gelangen dann durch den Samenleiter und das Atrium nach außen. Ob bei *Isochaeta* Spermatophoren gebildet werden oder nicht, vermag ich nicht anzugeben, da ich stets nur leere Samentaschen antraf, obwohl ich die Tiere zu verschiedenen Jahreszeiten (November bis Juni) untersuchte.

Die Ovarien bleiben anfangs in ihrem Wachstum hinter dem der Hoden zurück, nehmen jedoch dann rasch an Größe zu, wobei die einzelnen Zellen allmählich größer werden; schließlich ragen die Hoden in Form eines umgekehrten S zu beiden Seiten und dorsal vom Darm gelegen mit ihrem freien Ende bis ins zwölfte Segment. Die verschiedenen Stadien der Reifung der Eier lassen sich in zonenartigen Streifen erkennen, wie solche HESSE (32) für die Lumbriciden, *Fridericia Ratzelii*, *Tubifex rivulorum*, *Limnodrilus Udekemianus* und *Lumbriculus variegatus* schildert; desgleichen kann man die von dem genannten Forscher erwähnten Anhäufungen von Nahrungsdotter gelegentlich erkennen.

Niemals fand ich die Eierstöcke nach Art der Enchytreiden in einzelne Haufen geteilt, wie VEJDOVSKÝ (82) auch an *Tubifex rivulorum* beobachtet hat; alle Individuen der eingangs erwähnten Arten, die ich untersuchte, wiesen lediglich den *Limnodrilus*-Typus auf.

Hoden und Ovarien besitzen an ihrem Anfangsteil eine bindegewebige, äußerst zarte und nur schwer wahrnehmbare Membran, deren weiteren Verlauf ich nicht mit Sicherheit verfolgen konnte.

Als Aufbewahrungsorte des Samens nach der Befruchtung dienen die Receptacula seminis (Samentaschen), die in einem Paar im zehnten Segment gelegen sind und jederseits dorsal von der ventralen Borstenlinie vor den Borsten ausmünden. Der mäßig lange, in seiner mittleren Partie blasig aufgetriebene Ausführungsgang setzt sich ziemlich scharf von dem blasigen Receptaculum ab (Fig. 27, Taf. XXIX). Das ganze Organ ist außen von dem Peritoneum umgeben, dessen Zellen im Bereich des Ausführungsganges verhältnismäßig hoch, birnförmig und zur Längsachse des ganzen Ganges senkrecht gestellt sind. Auf dieses folgt nach innen die Muskelschichte, die sich aus Ring- und Längsmuskeln zusammensetzt und an der Basis der Samentasche in den Hautmuskelschlauch übergeht. Die Muskelfasern beider Schichten kreuzen sich und treten an dem Ausführungsgange und dessen Ampulle in größerer Mächtigkeit auf als an dem Receptaculum. An die Muskelschichte schließt sich das einschichtige Epithel an, dessen Zellen mäßig hoch, cylindrisch (24,5—25 μ) an ihrem basalen Ende zuweilen zugespitzt sind. Der meist ovale oder spindelförmige Kern hat einen Durchmesser von 7—10,5 μ und ist meist basal gelegen. Zwischen diesen Zellen die ein fein granuliertes Protoplasma erkennen lassen, finden sich auch noch solche mit mehr hyalinem Plasma, die ich für Drüsenzellen halte. Ob und welchen Veränderungen die einzelnen Epithel- und Drüsenzellen

nach der Begattung unterliegen, wie solches bei andern Formen der Fall ist, konnte ich nicht in Erfahrung bringen.

Die beiderseitigen Oviducte finden sich dicht hinter dem Dissepiment des elften und zwölften Segmentes. Sie haben die Gestalt kleiner Trichter, die in das elfte Segment hineinragen und in einen kurzen Endkanal übergehen. Die Ausmündungsstellen derselben liegen dicht hinter dem Dissepimente in der ventralen Borstenlinie. Ihrer Gestalt und Größe nach entsprechen sie denen, wie solche Randolph (62), Taf. XVIII, Fig. 23, von *Embolocephalus velutinus* = *Tubifex Peloscolex velutinus* Grube abbildet.

Der männliche Ausführungsapparat besteht jederseits aus dem Samentrichter, aus dem Vas deferens, dem Atrium mit der Prostata, dem Penis und der Penisscheide.

Der mäßig große Samentrichter ist am Dissepiment 10/11 befestigt und ragt mit einem kurzen Stück des ausführenden Ganges in das zehnte Segment hinein (Taf. XXVIII, Fig. 7). Seine Gestalt ist tellerförmig und zeigt auf Längsschnitten (Taf. XXIX, Fig. 26) eine kleinere Ober- und eine größere Unterlippe, die S-förmig geschweift erscheint. Die Wand des Trichters wird von einer Lage hoher Cylinderzellen gebildet, deren Plasma mäßig stark granuliert erscheint und die an ihrem freien vorderen Rand mit lebhaft wimpernden, langen Flimmerhaaren besetzt sind, die sich in das Vas deferens fortsetzen. Die Größe dieser Zellen beträgt 14—17,5 μ, indem sie vom äußeren Rand gegen innen zu nach und nach an Größe zunehmen und kurz vor dem Übergang ins Vas deferens wieder kleiner werden; die Kerne sind mit 7 μ verhältnismäßig sehr groß und kommen basal zu liegen. Nach außen, d. h. am hinteren Rande des Trichters findet man, wie auch am ganzen übrigen Teil des Ausführungsganges, wiederum flache Peritonealzellen.

Der ziemlich lange Ausführungsgang steigt dicht hinter dem Dissepimente gegen die Dorsalseite empor (Taf. XXVIII, Fig. 7), bildet dann einige Schlingen, ehe er in einen sanften Bogen übergeht, an welchem die Prostata (*pr*) gelegen ist; in seinem weiteren Verlauf erscheint er zunächst wiederum in Schlingen gelegt, um nach Bildung einer charakteristischen Schleife (bei ×) in den Penis überzugehen. Sein erster Teil, der vom Wimpertrichter bis unmittelbar vor die Einmündungsstelle der Prostatadrüse reicht, ist dünner als der folgende und besteht aus niedrigen, kubischen oder schmalen, cilientragenden Zellen, deren Plasma mäßig stark granuliert ist. Die Kerne sind groß und ansehnlich, kugelig und erfüllen bei einer Größe von 6,2—6,6 μ fast das ganze Innere der Zellen (Taf. XXIX, Fig. 28).

Der zweite Abschnitt des Ausführganges, das Atrium, das dicht hinter dem wimpernden Teil, dem Vas deferens, mit einer kleinen, blasenförmigen Auftreibung, in die die lumenlose, an Größe individuell verschiedene, stets aber an Größe hinter den gleichen Gebilden von *Tubifex (T.) tubifex*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Limnodrilus udekemianus* und *Limnodrilus claparèdeianus* zurückbleibende Prostata einmündet, beginnt, zeigt einen etwas größeren Durchmesser als der vorerwähnte Abschnitt. Die Epithelzellen, die in diesem Abschnitt der Cilien durchwegs entbehren, haben in dem proximalen Teil eine cylindrische Gestalt, nehmen in dem distalen Teil an Größe zu und platten sich ab (Taf. XXIX, Fig. 29). Ihre kugeligen bzw. in den platten Zellen spindelförmigen Kerne haben eine Größe von 5—6,6 μ bzw. 7—8,8 μ, und kommen an der Basis der Zelle bzw. in ihrer Mitte zu liegen.

Nach außen wird, wie bereits erwähnt, der Samenleiter in seinem ganzen Verlauf von plattenförmigen Peritonealzellen umhüllt, die wiederum durch zarte Bindegewebsfasern mit dem Körperepithel und dem Hautmuskelschlauch in Verbindung stehen und so den ganzen Ausführungsgang mehr oder weniger in seiner Lage erhalten.

Die Penisscheide stellt eine birnförmige von cylindrischen Zellen gebildete Einstülpung der Hautschicht dar (Taf. XXIX, Fig. 7 *ps* und Taf. XXIX, Fig. 30 *ps*); ihr Epithel ist demnach eine Fortsetzung des Körperepithels, doch sind die Zellen etwas höher und mehr cylindrisch. Nach außen von diesem findet sich die Ring- und Längsmuskelschicht, die aus dem Hautmuskelschlauch hervorgehen und ihrerseits wieder von Peritonealzellen überdeckt erscheinen. Diese treten am proximalen Ende der Penisscheide dort, wo das Atrium einmündet, in größerer Anzahl gehäuft auf.

Die Decke der Penisscheide stülpt sich in Form eines Zapfens, der etwa von halber Höhe der ganzen Penisscheide ist, in das Lumen derselben vor und es dringt nun das Atrium in diesen Zapfen ein, um an dem Ende desselben sich mit ihm zu verlöten. Wir unterscheiden demnach vier Schichten; die innerste, eine Epithelschicht, welche eine Forsetzung der des Atriums darstellt, an diese schließt sich die Muskulatur des Atriums an, hierauf folgt die Muskulatur der Penisscheide und dann nach außen das Epithel derselben. So viel ich sehen konnte, besteht zwischen beiden Muskelschichten kein trennender Spalt, sondern es sind dieselben fest miteinander verbunden. Bei der Hervorstülpung des ganzen Organs müßte mithin die Penisscheide selbst umgestülpt werden, damit der Penis aus der Geschlechtsöffnung

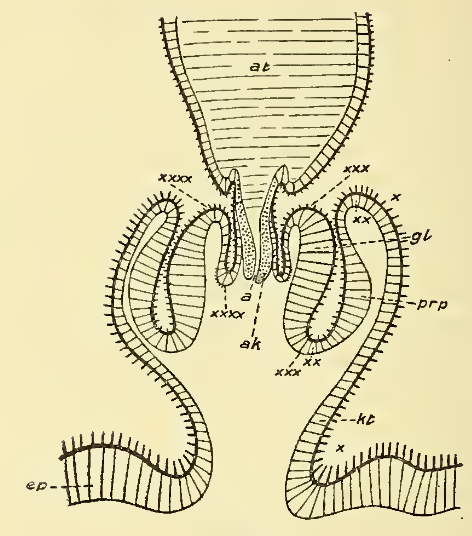
hervortreten kann. Es wäre dies dann ein ähnliches Verhalten, wie wir es bei *Tubifex* (*T.*) *tubifex* kennen.

An dieser Stelle sei auch noch des Penisapparates von *Tubifex* (*T.*) *tubifex* gedacht, der von den verschiedenen Forschern[1] verschieden beschrieben wurde. Mir ist es nun gelungen, an einem mit Osmiumsäure gereizten Tier, den Penis in nahezu vollständig ausgestülpten Zustande zu konservieren. Am nächsten dem tatsächlichen Verhalten kommt die Beschreibung Vejdovskýs (82), der auf Taf. VI, Fig. 8, seiner »Monographie« nach einem Totalpräparat den »ausgestreckten Penis im optischen Längsschnitt« schematisch gezeichnet hat. Diese Abbildung lege ich meinen Ausführungen zugrunde und vergleiche damit meine Figur 31 auf Taf. XXIX, die nach einem Querschnitt angefertigt wurde.

Beim Vergleiche ergibt sich nun, daß die Bezeichnungen, wie sie Vejdovský gebraucht noch um eine vermehrt werden müssen, da ihm nicht bekannt war, daß das letzte Stück, das er innerhalb der dünnen Penismembran zeichnet, auch noch ausgestülpt werden kann. Die einzelnen Teile des Penis sind folgende: 1) Der äußere Copulationstrichter, der bei der Begattung zuerst vorgestülpt wird und aus niederen kubischen bis plattenförmigen Zellen (im ausgestülpten Zustand) besteht (*kt*). 2) Das Präputium mit cylinderförmigen, ein fein granuliertes Plasma aufweisenden Zellen (*prp*). 3) Die Glans penis (*gl*). 4) Die auf die Glans penis folgende dünne Penismembran (*k*) und 5) die Penisspitze (*ak*) mit der äußeren, seitlich gelegenen Öffnung *a*. Von diesen Abschnitten hat Vejdovský die vier zuerst genannten beobachtet, den fünften hingegen scheint er wenigstens nicht als besonderen, ausstülpbaren Teil erkannt zu haben.

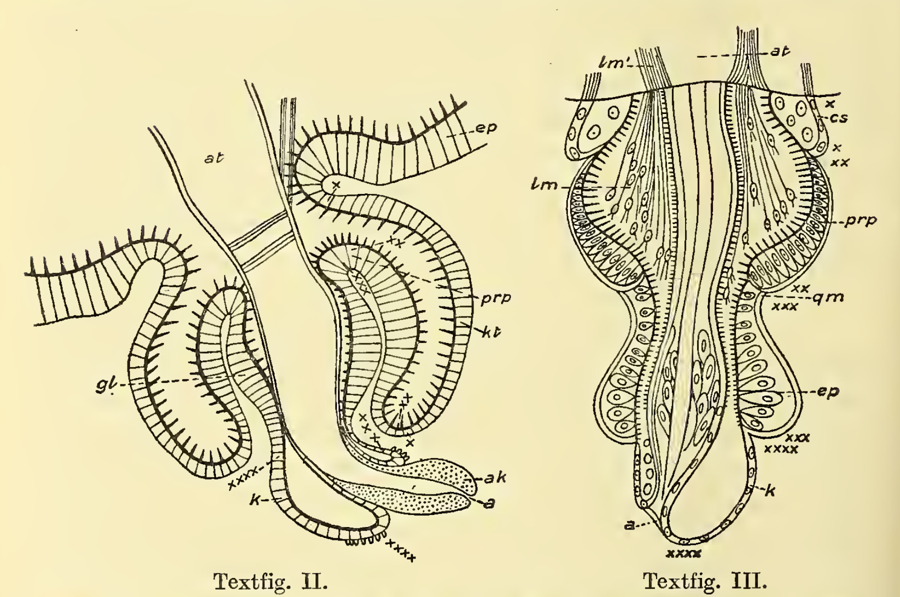
Wenn wir das Copulationsorgan von *Tubifex* (*T.*) *tubifex* im eingestülpten Zustande, wie es die schematische Textfig. 1 auf S. 666 veranschaulichen soll, betrachten, so erkennen wir zunächst einen Abschnitt, der von Vejdovský als Copulationstrichter (*kt*) bezeichnet wird. Er entspricht dem, was ich bei der früheren Form Penisscheide genannt habe und besteht aus cylindrischen, mäßig hohen, gegen die Höhlung zu mit einer Fortsetzung der Körpercuticula, gegen die Leibeshöhle hin mit von Ring- und Längsmuskeln, den Muskelschichten des Hautschlauches, bedeckten Zellen. An dem in den Copulationstrichter

[1] Hauptsächlich haben sich Nasse (56), Dieffenbach (19), Vejdovský (82) und Ditlevsen (22) bemüht, den so komplizierten Bau des Penisapparates von *Tubifex* (*T.*) *tubifex* richtig zu erkennen, und geben mit mehr oder weniger gutem Erfolg auch Abbildungen.



Textfig. I.

Penis von *Tubifex* (T.) *tubifex* in rückgezogenem Zustand. (Rekonstruktion aus einer Längsschnittserie.) Bezeichnung wie in Fig. 31, Tafel XXIX.



Textfig. II. Textfig. III.

Textfig. II. Penis von *Tubifex* (T.) *tubifex* in fast vollständig ausgestülptem Zustand. Bezeichnung wie in Fig. 31, Taf. XXIX.

Textfig. III. Ausgestülpter Penis von *Tubifex* (T.) *tubifex* nach Vejdovský aus »System und Morphologie der Oligochäten«. Prag 1889. Taf. X, Fig. 8. *a*, äußere Öffnung; *at*, Atrium; *k*, Kerne der dünnen Penismembran; *ep*, Epitheldrüsen des Glans penis; *prp*, Präputium-Drüsenzellen; *qm*, Quermuskelschicht; *lm*, verästelte Fasern der Längsmuskelschicht; *lm'*, Längsmuskulatur des Atriums; *cs*, Copulationstrichter.

vorspringenden Penis unterscheidet Vejdovský mit Rücksicht auf das histologische Verhalten die einzelnen Abschnitte: das Präputium, die Glans penis und die Penismembran. Von diesen Abschnitten vermag der Copulationstrichter, das Präputium und die Glans penis umgestülpt zu werden (vgl. Textfig. III). Der Copulationstrichter (*kt*) liegt in den Textfig. I, II, III zwischen der mit einem Kreuz (×) bezeichneten Partie. Auf ihn folgt, sich unmittelbar anschließend, das Präputium (*prp*), das sich — charakterisiert durch die hohen, ein fein granuliertes mit großen, ovalen Kernen versehenes Plasma aufweisenden, cylindrischen Zellen — bis zu der mit zwei Kreuzen (× ×) bezeichneten Stelle erstreckt. Es stellt in meiner Fig. II und Taf. XXIX, Fig. 31, vom ausgestülpten Zustand das Präputium die Innenwand des Copulationstrichters dar und kann nach Vejdovský (Textfig. III) ganz nach außen umgestülpt werden. Der zapfenförmige Teil nun, der zum Teil innerhalb, zum Teil außerhalb vom Copulationstrichter gelegen ist, wird von der Glans penis (*gl*), die bis zu der mit drei Kreuzen (× × ×) bezeichneten Stelle reicht gebildet. Sie setzt sich zunächst nur durch eine kurze Stecke niederer Zellen vom Präputium ab und ist, gleich wie dieses, durch ziemlich hohe Epithelzellen, deren Plasma gleichfalls fein granuliert ist, ausgezeichnet. Nach außen werden beide erwähnten Teile von der Körpercuticula, nach innen von dem Hautmuskelschlauche bedeckt. Von da bis zu der Falte, die mit vier Kreuzen (× × × ×) bezeichnet ist und sich nach innen umschlägt, reicht die Penismembran (*k*), die ein, die Glans penis unmittelbar fortsetzendes, aus plattenförmigen mit ebensolchen langgestreckten Kernen versehenes, dünnes Häutchen vorstellt, und an dem äußeren Rande seiner Umschlagsstelle bei × × × × mit ungefähr zehn zarten, schwach braun gefärbten Zähnchen versehen ist. (Diese Zähnchen sind, was Zahl und Größe anbelangt, sehr verschieden und können, wie es scheint, auch ganz fehlen.) Der übrige vorspringende Teil ist die Penisspitze (*ak*), deren Ausstülpung, wie schon früher erwähnt, Vejdovský nicht beobachtet hat.

Aus Fig. 31, Taf. XXIX, und den Textfiguren geht außerdem die Anordnung der Muskulatur hervor; es handelt sich, wie man sieht, hauptsächlich um Fortsetzungen des Hautmuskelschlauches auf die genannten Abschnitte. An jener Stelle, an welcher das Atrium (*at*) in den ausstülpbaren Teil des Penis übergeht, sind besonders mächtig ausgebildete Ringmuskeln vorhanden, wodurch möglicherweise ein Abschluß der Ansatzstelle des Atriums von dem Penis ermöglicht wird.

Das Lumen des Penis wird von dem Epithel der Penisspitze ausgekleidet, das in das des Atriums unmittelbar übergeht. Es durchsetzt

mithin den von der sogenannten Penismembran (*k*) gebildeten Teil, dann die Penisspitze (*ak*) und kommuniziert an dieser, durch eine seitlich etwas unterhalb der äußersten Spitze gelegene Öffnung (*a*) mit der Außenwelt.

Im Innern ist der ganze Penis (Taf. XXIX, Fig. 31) erfüllt mit einer fein körnigen Masse (*fl*), die wahrscheinlich die erstarrte Samenflüssigkeit darstellt.

Über die Geschlechtsreife der von mir in diesem Teil behandelten Tubificiden kann ich nichts neues aussagen. Fast alle waren im Oktober noch geschlechtsreif. Speciell *Tubifex* (*T.*) *tubifex* fand ich sowohl in den Sommermonaten [vom April angefangen bis in den Herbst (28. Oktober)] vollkommen geschlechtsreif, ebenso *Limnodrilus udekemianus*. Es scheint also, daß diese Tiere das ganze Jahr über im geschlechtsreifen Zustand anzutreffen sind [es wird dies auch von D'Udekem (81) angegeben], wenngleich man auch wieder Würmer findet, die die Geschlechtsprodukte erst in Entwicklung begriffen haben.

Auch noch einer Beobachtung, die ich an *Limnodrilus longus* gemacht habe, sei hier gedacht, da sie, meiner Ansicht nach, nicht ohne Interesse ist. Ich fand nämlich im Mitteldarm eines Individuums erwähnter Art einen andern Tubificiden, den ich natürlich nicht genauer bestimmen konnte, und der dadurch charakterisiert sei, daß in jedem dorsalen Borstenbündel je sieben einfache Hakenborsten und sieben ungefiederte, mäßig lange und wenig spröde Haarborsten anzutreffen waren. Es wäre also darauf zu achten, ob nicht *Limnodrilus longus* im Unterschied zu den übrigen Limnodrilen ein räuberisches Leben führt, oder ob diese Beobachtung nur auf einen Zufall beruht.

C. Anhang.

Von Parasiten, wie solche schon vielfach bei den Oligochaeten beobachtet wurden, sei einer Art gedacht, deren systematische Stellung ich nicht ermitteln konnte, und die vielleicht einer neuen Flagellatenfamilie angehört. Charakterisiert erscheint sie dadurch, daß sowohl die zwei nach rückwärts gerichteten, längeren Schleppgeißeln als auch die sechs andern, meist nach vorn gerichteten Geißeln am vorderen Körperende, an einem gemeinsamen Blepharoblasten ihren Ursprung nehmen.

Die Parasiten fanden sich hauptsächlich in den Geschlechtssegmenten und drangen von hier aus in der Leibeshöhle flottierend, sowohl caudal als auch cranial, vor. Stets fanden sie sich in zwei Arten vor.

Ich war nun anfangs der Meinung, es handle sich um Teilungsstadien ein und derselben Art, jedoch Züchtungsversuche im Uhrschälchen und im hängenden Tropfen lehrten, daß es sich um zweierlei Arten handle.

Die eine Art, wie sie in Taf. XXIX, Fig. 32 1—4, wiedergegeben ist, besteht aus Protozoen, deren Körper schlank, spindelförmig und sehr metabol ist; er ist am Hinterende in einem langen Zipfel ausgezogen, der meist $^1/_3$ der Körperlänge, in manchen Fällen aber selbst die Hälfte derselben, erreicht. Die Größenverhältnisse der Tiere sind: etwa 17 μ lang bei einer Breite von etwa 3—3,5 μ. Das Protoplasma des Körpers ist schmutzig weiß gefärbt, stark mit kugeligen Einschlüssen, die sich nach Anwendung von 1% Osmiumsäure nicht färben, durchsetzt, und enthält ungefähr in der Mitte des Körpers den 1—1,2 μ großen kugeligen Kern. Dieser läßt seinerseits wieder in seinem Innern deutlich ein stark lichtbrechendes Körnchen erkennen. Im lebenden Tier ist der Kern durch seine helle, weiße Färbung leicht erkenntlich; nach Behandlung mit Osmiumsäure nimmt er eine schwach gelblichgrüne Färbung an. Die Geißeln entspringen alle am Vorderende des Körpers aus einem Blepharoblasten, der am lebenden Tier als helles, glänzendes Pünktchen leicht wahrgenommen werden kann. Während sechs von den acht Geißeln gleich lang sind und ungefähr der Körperlänge entsprechen, ragen die nach rückwärts gebogenen zwei Schleppgeißeln um ein Stück von etwa 1—2 μ über das Hinterende hinaus. Die Bewegung der Tiere ist eine ziemlich behende, indem sie sich um ihre Längsachse rotierend fortschrauben, dabei die sechs gleichlangen Geißeln tastend nach vorn gestreckt haltend. Cytopharynx, Cytopyge und contractile Vacuolen scheinen vollständig zu fehlen.

Die zweite, weniger metabole Art (Taf. XXIX, Fig. 32, 5 u. 6), deren Körper 17 μ lang und 7—10 μ breit ist und deren Hinterende in zwei kurze Zipfel (3—3,5 μ) ausgezogen erscheint, besitzt die gleiche Anzahl von Geißeln wie die vorerwähnte Form; ebenso gleichen auch Kern und Blepharoblast, hingegen finden sich im Protoplasma eine größere Anzahl gröberer und kleinerer Einschlüsse. Auch ließen sich in einigen Exemplaren wasserhelle Nahrungs- oder Gasvacuolen erkennen. Die Längsgeißeln verlaufen längs den zwei Zipfeln, die zwischen sich eine bis ans vordere Körperdrittel reichende Furche einschließen, sind 41 μ lang und ragen 24 μ über den Körper hinaus. Betreffs des Cytopharynx, Cytopyge und der contractilen Vacuole gilt das von der ersten Art Gesagte.

Graz, im März 1911.

Verzeichnis der benützten Schriften.

1. M. Abel, Beiträge zur Kenntnis der Regenerationsvorgänge bei den limicolen Oligochaeten. Diese Zeitschr. 1902.
2. F. E. Beddard, Monographie of the order of Oligochaeta. 1895.
3. R. S. Bergh, Beiträge zur vergleichenden Histologie. II. Über den Bau der Gefäße bei den Anneliden. Erste Mitteilung. Anat. Hefte. Bd. XIV. S. 379—407.
4. — Beiträge usw. Zweite Mitteilung. Anat. Hefte. Bd. XV.
5. — Gedanken über den Ursprung der wichtigsten geweblichen Bestandteile des Blutgefäßsystems. Ibid. Bd. XX.
6. Frd. Blochmann, Die mikroskopische Tierwelt des Süßwassers. Abt. 1. Protozoa. 2. Aufl. Hamburg.
7. M. de Bock, Le corps cardiaque et les amibocytes des Oligochètes limicoles. Rev. Suiss. zool. Vol. VIII.
8. — Observations anatomiques et histologiques sur les Oligochètes, specialment sur leur système musculaire. Rev. Suiss. zool. Vol. IX.
9. K. Bretscher, Beobachtungen über die Oligochaeten der Schweiz. I. bis IX. Folge. Rev. Suiss. Zool. 1896—1905.
10. — Über die Verbreitungsverhältnisse der Lumbriciden in der Schweiz. Biol. Centralbl. Bd. XX. Nr. 21.
11. — Zur Biologie und Faunistik der wasserbewohnenden Oligochaeten der Schweiz. Biol. Centralbl. Bd. XXIII.
12. — Südschweizerische Oligochaeten. Rev. Suiss. zool. Vol. VIII. 1900. S. 435—458.
13. C. Bülow, Die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes von Lumbriculus variegatus nebst Beiträgen zur Anatomie und Histologie dieses Wurmes. Diese Zeitschr. Bd. XXXIX. S. 64—69.
14. O. Bütschli, Protozoa, neu bearbeitet in: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. I. Leipzig 1880.
15. P. Cerfontaine, Recherches sur le système cutané et sur le système musculaire du Lombric terrestre. Arch. de Biologie (van Beneden). Bd. X. S. 327—428.
16. E. R. Claparède, Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Tiere. Leipzig 1863.
17. — Histologische Untersuchungen über den Regenwurm (Lumbricus terrestris Linné). Diese Zeitschr. Bd. XIX. S. 563—624.
18. A. Collin, Criodrilus lacuum, ein Beitrag zur Kenntnis der Oligochaeten. Diese Zeitschr. Bd. XLVI.
19. E. Dechant, Beitrag zur Kenntnis des peripheren Nervensystems des Regenwurms. Arb. zool. Inst. Wien. Bd. XVI.
20. O. Dieffenbach, Zur Anatomie der Tubificiden. Inaug. Diss. Gießen 1885.
21. A. Ditlevsen, Studien an Oligochaeten. Diese Zeitschr. Bd. LXXVII.
22. F. Doflein, Lehrbuch der Protozoenkunde. II. Aufl. Jena 1909.

23. M. P. Doyère, Essai sur l'anatomie d. l. Nais sanguinea. Mém. d. l. Société Linnéenne de Normandie. Vol. X. Années 1854—55 (1856).

24. Jul. Fraipont, Le genre Polygordius. Fauna u. Flora des Golfes von Neapel. Mus. XIV.

25. Hedw. Freudweiler, Studien über das Gefäßsystem niederer Oligochaeten. Jena. Naturw. Zeitschr. Bd. XL.

26. K. Fuchs, Die Topographie des Blutgefäßsystems der Chaetopoda. Jena. Naturw. Zeitschr. Bd. XLII.

27. Edw. Goodrich, Notes on Oligochaetes. Quart. journ. Micr. Sc. Vol. XXXIV.

28. O. Gungl, Anatomie und Histologie der Lumbricidenblutgefäße. Arb. zool. Inst. Wien. Bd. XV.

29. B. Hatschek, Beiträge zur Entwicklung und Morphologie der Anneliden. Sitzber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. LXXVIII. 1876.

30. — Studien zur Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arb. zool. Inst. Wien. Bd. I.

31. R. Hesse, Beiträge zur Kenntnis des Baues der Enchytraeiden. Diese Zeitschr. Bd. LVII. S. 1—17.

32. — Zur vergleichenden Anatomie der Oligochaeten. Ibid. Bd. LVIII. S. 394—439.

33. — Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. Ibid. Bd. LXI.

34. — Zur Kenntnis der Geschlechtsorgane von Lumbriculus variegatus. Zool. Anz. Bd. XXV. Nr. 680.

35. W. Hoffmeister, Die bis jetzt bekannten Arten aus der Familie der Regenwürmer. Braunschweig 1845.

36. V. Janda, Přispěokyku poznáni rodu Aeolosoma Věstník kral. České spol. nauk. Praha. Bd. XXXI.

37. — Über die Regeneration des Centralnervensystems und Mesoblastes bei Rhynchelmis. Sitzb. böhm. Ges. wiss. Math. naturw. Kl. Nr. 11.

38. P. Ivanov, Die Regeneration von Rumpf- und Kopfsegmenten bei Lumbriculus variegatus. Diese Zeitschr. 1903.

39. C. B. Klunzinger, Über Schlammkulturen im allgemeinen und eigent. Schlammgebilde durch einen limicolen Oligochaeten insbesondere. Verhandlg. deutsch. zool. Ges. XVI. 1906.

40. J. Krawany, Untersuchungen über das Centralnervensystem des Regenwurmes. Wien. Arb. zool. Inst. Bd. XV.

41. A. Lang, Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jena 1903.

42. E. Ray. Lankester, Anatomy of the Earthworms. Transactions of the Microscop. Society of London. Vol. XII.

43. F. Leydig, Über Phreoryctes Menkeanus nebst Bemerkungen usw. Arch. f. mikr. Anat. Bd. I. S. 244—294.

44. — Anatomisches über Branchiura und Pontobdella. Diese Zeitschr. Bd. III.

45. Alex. Luther, Die Eumesostominen. Diese Zeitschr. Bd. LXXVII.

46. W. Michaelsen, Oligochaeten in: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs.

46a. — Oligochaeten in: Süßwasserfauna Deutschlands. Bd. XIII. Herausgeg. von Brauer. Jena 1909.

47. W. Michaelsen, Beiträge zur Kenntnis der Oligochaeten. Zool. Jahrb. Abt. System. Bd. XII. S. 105—144.
48. — Oligochaeten (Hamburg. Elb-Untersuchung) usw. Mitt. natur. Mus. Hamburg. Jahrg. 19. S. 169—210.
49. — Zur Nomenklatur der Oligochaeten eine Rechtfertigung. Zool. Anz. Bd. XXIII. S. 566—568.
50. — Zur Kenntnis der Tubificiden. Arch. f. Naturg. 1908. Jahrg. 74. S. 129 bis 162.
51. R. Monti, Limnologische Untersuchungen über einige italienische Alpenseen. Forschungsbericht d. Biol. Stat. z. Plön. Bd. XI.
52. A. Mrazek, Die Samentaschen von Rhynchelmis. Sitzb. k. böhm. Ges. d. W. math. naturw. Kl 1900.
53. — Fauna der Warmhäuser. Ibidem. 1902.
54. — Die Geschlechtsverhältnisse und die Geschlechtsorgane von Lumbriculus variegatus Gr. Zool. Jahrb. Anat. Abt. Bd. XXIII.
55. — Cestodenstudien I. Cysticercoiden aus Lumbriculus variegatus. Zool. Jahrb. Syst. Abt. Bd. XXIV.
56. Dietr. Nasse, Beiträge zur Anatomie der Tubificiden. Inaug. Diss. Bonn 1882.
57. E. Piguet, Oligochètes de la Suisse Française. Genève. Rev. Suiss. zool. Vol. XIV. 1906. S. 391—403.
58. — Observations sur les Naididées et revision systématique de quelque espèces de cette famille. Ibidem. Vol. XIV. 1906. p. 187.
59. — Nouvelles observations sur les Naididées. Ibidem. Bd. XVII. 1909. p. 171—220.
60. Fritz Ratzel, Beiträge zur Anatomie und system. Kenntnis der Oligochaeten. Diese Zeitschr. Bd. XVIII.
61. — Histologische Untersuchungen an niederen Tieren. Ibidem. Bd. XIX.
62. F. Randolph, Beiträge zur Kenntnis der Tubificiden. Zeitschr. f. Naturw. 1892.
63. Gust. Retzius, Über Muskelzellen an den Blutgefäßsystemen der Oligochaeten. Biol. Untersuch. N. F. Bd. XII.
64. E. Rohde, Muskulatur der Chaetopoden. Zool. Beitr. (Schneider). Bd. I. S. 164—205.
65. — Bau der Zelle usw. Diese Zeitschr. Bd. XXVIII. 1905. S. 1—149.
66. D. Rosa, Sur les prétendus rapports génétiques entre les lymphocytes et le chloragogène. Arch. ital. de Biol. T. XXX.
67. J. Schaffer, Zur Kenntnis der glatten Muskelzellen, insbesondere ihrer Verbindung. Diese Zeitschr. Bd. LXVI. S. 214—268.
68. Fr. Schmid, Die Muskulatur von Branchiobdella parasita. Diese Zeitschr. Bd. LXXV.
69. P. J. Schmidt, Zur Kenntnis der Gattung Äolosoma. Trav. Soc. Natural St. Petersburg. Vol. XXVII. L. 1. C. R. s. Nr. 5. p. 169.
70. A. Schneider, Nematoden 1866.
71. Guido Schneider, Über phagocytäre Organe und Chloragogenzellen der Oligochaeten. Diese Zeitschr. Bd. LXI. S. 363—392.
72. C. Semper, Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Tiere usw. Arb. zool. zoog. Inst. Würzburg. Bd. III. 1876—77.

73. St. Sterling, Das Blutgefäßsystem der Oligochaeten. Inaug. Diss. Zürich. Jena 1908.
74. A. Štolc, Anatomikà a histologikà studie. Dero digitata O. F. Müller. Sitzungsber. d. k. böhm. Gesellsch. Wiss math. naturw. Kl. 1885.
75. — Über Ilyodrilus coccineus. Zool. Anz. 1886.
76. — O pohlavních orgànech rodu Aeolosoma a jejich pomĕru k organum exkrečnium. Vĕstnik krol. českĕ. naŭk. Praha. 1889.
77. Boris Sukatschoff, Über den feineren Bau einiger Cuticulae und der Spongienfasern. Diese Zeitschr. Bd. LXVI.
78. R. Timm, Beobachtungen an Phreoryctes Menkeanus Hoffm. und Nais, ein Beitrag zur Kenntnis der Fauna Unterfrankens. Arb. zool. Inst. Würzburg. Bd. VI. S. 109—155.
79. H. Ude, Die Rückenporen der terricolen Oligochaeten usw. Diese Zeitschr. Bd. XLIII. S. 87—142.
80. — Beiträge zur Kenntnis der Enchytraeiden und Lumbriciden. Diese Zeitschr. Bd. LXI.
81. J. Udekem, Histoire naturelle du Tubifex des ruisseaux. 1853. Mem. Acad. Belg. Bd. XXVI.
82. Fr. Vejdovský, System und Morphologie der Oligochaeten. Prag 1884.
83. — Monographie der Enchytraeiden. Prag. 1879.
84. — Tierische Organismen der Brunnengewässer in Prag. Prag 1882.
85. — Anatomische Studien an Rhynchelmis limosella. Diese Zeitschr. Bd. XXVII.
86. — Über Phreotothrix eine neue Limicolengattung. Diese Zeitschr. Bd. XXVII.
87. — Über Psammoryctes umbellifer (Tubifex umbellifer E. R. Lank.) und ihm verwandte Gattungen. Ibidem. Bd. XXVII.
88. — Über die Nephridien von Aeolosoma und Mesenchytraeus. Sitzb. k. böhm. Gesellsch. Wiss. Prag. 1905.
89. — Noch ein Wort über die Entwicklung der Nephridien. Diese Zeitschr. Bd. LXVII.
90. — Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung. Prag 1908.
91. Vejdovský und A. Mrazek, Über Potamothrix (Clitellio ?) moldaviensis. Sitzb. k. böhm. Ges. Wiss. Prag. Bd. XXIV. 1902.
92. F. von Wagner, Beiträge zur Kenntnis des Regenerationsprozesses bei Lumbriculus variegatus Gr. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. XIII. Hft. 4.
93. — Beiträge zur Kenntnis usw. II. Teil. Ibidem. Bd. XXII.
94. — Zur Öcologie des Tubifex und Lumbriculus. Zool. Jahrb. Syst. Abt. Bd. XXIII.
95. F. Zschokke, Die Tierwelt der Hochgebirgsseen. (Denkschrift d. allg. schweiz. Gesell. f. d. ges. Naturw.) Bd. XXXVII. 1900.
96. — Übersicht über die Tiefenfauna des Vierwaldstättersees. Jahrb. Hydrobiologie. 1906.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXVIII.

Fig. 1. *Aeolosoma Headleyi* (nach dem Leben). *n*, Nephridien; *o*, farblose Öldrüse; *tb*, Tastborsten; *wgr*, Wimpergrube.

Fig. 2. *Chaetogaster palustris* (nach dem Leben). *bl*, Gehirnbläschen (?); *bm*, Bauchmark; *blg*, laterale Gefäßschlingen; *g*, Gehirn; *oe*, Oesophagus; *tb*, Tastborsten (enorm verlängerte und kleine, normale); *schl*, Schlundkommissur.

Fig. 3. Ventrale Borsten des zweiten Segmentes von *Chaetogaster palustris*.

Fig. 4. *a*, ventrale Borste des zweiten Segmentes von *Dero tubicola*; *b*, ventrale Borste des zwölften Segmentes; *c*, dorsale Borste (Gabelborste) des fünften Segmentes.

Fig. 5. Kiemenapparat von *Dero tubicola*. *k*, Kiemen; vk_1, vk_2, vk_3, ventrale Kiemen; *vd*, dorsale Kieme; *k.bl*, Blutgefäß der Kieme; *dl*, dorsaler, *sl*, lateraler, *vb*, ventraler, den schwach konkaven Rand zeigender Lappen des Kiemenapparates; *dr.bl*, dorsales Blutgefäß des Körpers; *vt.bl*, ventrales Blutgefäß des Körpers.

Fig. 6. Borsten von *Isochaeta virulenta*. *a*, ventrale Borste des vierten Segmentes; *b*, dorsale Borste des vierten Segmentes; *c*, ventrale Borste des zwölften Segmentes; *d*, dorsale Borste des zwölften Segmentes.

Fig. 7. Männlicher Geschlechtsapparat von *Isochaeta virulenta* (schematisch). *ct*, Cuticula; *ds*, Dissepiment; *st*, Samentrichter; *vd*, Vas deferens; *at*, Atrium mit Prostata (*pr*); *epd*, Epidermis; *p*, Penis; *pr*, Prostata; *prt*, Peritoneum; *ps*, Penisscheide; *rm*, Ringmuskulatur und Längsmuskulatur; *m*, Muskulatur der Penisscheide, bestehend aus Ring- und Längsmuskeln.

Fig. 8. Stück eines Längsschnittes durch das erste Segment auf der ventralen Seite von *Isochaeta virulenta*. *rm*, Ringmuskulatur; *lm*, Längsmuskulatur; *z*, eigentümliche Zellen zwischen Epidermis und Ringmuskulatur; z_1, Zelle, deren Kern eine vacuolenartige Stelle zeigt.

Fig. 9. Schnitt durch dasselbe Tier und Segment wie Fig. 8, jedoch etwas weiter nach rückwärts. *rm*, *lm*, wie Fig. 8; z_1, eigentümliche Zelle; z_2, Zelle, deren Kern in zwei große und vier kleine Teilstücke zerfallen ist.

Fig. 10. Einzelne Zelle mit an die beiden Pole derselben gewanderten Kernfragmenten.

Fig. 11. *z*, eine zwischen die Epithelzellen vordringende Zelle.

Die nun folgenden Fig. 11—16 beziehen sich alle auf *Isochaeta virulenta*.

Fig. 12. Stück eines Querschnittes durch die Körpermitte. *ep*, Epidermis mit Cuticula; *lm*, Längs- und *rm*, Ringmuskulatur; *mk*, Muskelkern.

Fig. 13. Stück eines Querschnittes durch das sechste Segment. Bezeichnungen wie oben.

Fig. 14. Stück eines Längsschnittes. *ep*, Epidermis mit Cuticula (*k*); *lm*, Längsmuskelschicht; *rm*, Ringmuskelschicht; *mz*, sarcoplasmareiche Ringmuskelzelle in der Höhe des Kernes getroffen.

Fig. 15. Stück eines Längsschnittes. *mz*, Ringmuskelzelle; die weiteren Bezeichnungen wie in Fig. 14.

Fig. 16. Medianschnitt durch die dorsale Wand des Kopflappens. *mz*, nematoide Ringmuskelfaser.

Tafel XXIX.

Die Fig. 17—30 beziehen sich alle auf *Isochaeta virulenta*.

Fig. 17. Querschnitt durch ein mittleres Segment (aus zwei aufeinander folgenden Schnitten kombiniert). *b*, Borsten (schief getroffen); *blg*, Blutgefäß; *bm*, Basalmembran (der Ringmuskulatur eng anliegend); *ep*, Epidermis; *lm*, Längsmuskulatur; *rm*, Ringmuskulatur; *ptr*, Peritoneum; *sk*, Sarcoplasmateil der Transversalmuskel (*tr*); *sl*, Seitenlinie.

Fig. 18. Wimpertrichter eines Nephridiums. *ds*, Dissepiment; *pt*, Peritoneum.

Fig. 19. Medianer Längsschnitt durch das Vorderende. *bl*, Blutgefäß; *ep*, Epidermis; *gh*, Gehirn; *m*, Muskelzüge des Gehirns; m_1, über das Schlundganglion hin verlaufende Muskelfaser; *md*, unpaarer medianer Gehirnlappen; *ph*, Pharynx (nur oberflächlich getroffen, da der Schnitt etwas schief geführt); *schlg*, Schlundganglion.

Fig. 20. Bauchmark eines mittleren Segmentes von der ventralen Körperseite aus gesehen. *Diss*, Dissepiment; *In—IVn*, erstes bis viertes Nervenpaar.

Fig. 21. Schematischer Querschnitt durch die Mitte eines Tieres. *bg*, Bauchganglienkette; *d*, Darm; *ep*, Epidermis; *lm*, Längsmuskulatur; *rm*, Ringmuskulatur; *nv*, circulär verlaufende Nervenfasern; *sl*, Seitenlinie.

Fig. 22. Schema des Gehirns. *a*, äußerer, *b*, innerer dorsaler, *c*, medianer unpaarer Gehirnlappen; *d*, Schlundcommissur; *e*, von der Schlundcommissur unmittelbar vor die Mundöffnung zur Epidermis ziehende Nervenfaser; *f*, von der Schlundcommissur zur Unterlippe verlaufende Nervenfaser; *g*, großer Gehirnlappen des rückwärtigen Gehirnrandes; *h*, kleiner Gehirnlappen des rückwärtigen Gehirnrandes.

Fig. 23. Schematische Darstellung des Muskelverlaufes in einem Dissepimente. *a*, aus der Längsmuskulatur entspringende Muskelfasern; *b*, aus der Ringmuskulatur hervorgehende Muskelfasern; *bm*, Bauchmark; *c*, Muskelfasern, die sich teils zum Darm begeben, teils im Bogen das Dissepiment quer durchziehen (c_1); *d*, in der Nähe der Seitenlinie ihren Ursprung nehmende Muskelfasern; d_1, von der Seitenlinie zum Darmrohr verlaufende Muskelfasern; *dr*, Darmrohr; *e*, circulär um das Darmrohr und das Bauchmark verlaufende Muskelfasern; *ep*, Epidermis; *lm*, Längsmuskulatur; *rm*, Ringmuskulatur; *sl*, Seitenlinie.

Fig. 24. Stück eines Querschnittes. *ep*, Epidermis; *lm*, Längsmuskulatur; *rm*, Ringmuskulatur; *sl*, Seitenlinie mit eingelagerten Ganglienzellen (*glz*); *sz*, besondere Zelle längs der Seitenlinie.

Fig. 25. Stück eines Querschnittes durch ein mittleres Segment. *nv*, Nervenfaser; *sl*, Ganglienzelle der Seitenlinie. Die übrigen Bezeichnungen wie Fig. 24.

Fig. 26. Wimpertrichter des Samenleiters. *Diss*, Dissepiment 10/11; *pt*, Peritoneum.

Fig. 27. Receptaculum seminis. *mc*, Muskelbelag bestehend aus Ring- und Längsmuskeln; *pr*, Peritoneum.

Fig. 28. Stück des ersten Teiles des Vas deferens (Längsschnitt).

Fig. 29. Stück des Atriums kurz vor Einmündung in die Penisscheide (Oberflächenschnitt).

Fig. 30. Längsschnitt durch die Penisscheide (etwas schief geschnitten). *at*, Atrium; *c*, Cuticula; *m*, Muskelschicht der Penisscheide (Ring- und Längsmuskelfasern); *p*, Penis; *pc*, Peniskanal; *ps*, Penisscheide.

Fig. 31. Längsschnitt durch den nahezu vollständig ausgestreckten Penis von *Tubifex* (T.) *tubifex* (von einem mit Osmiumsäure gereizten Tiere). *at*, Atrium; *a*, Penisöffnung; *ak*, Penisspitze; *ch*, Cuticula; *cht*, Chitinscheide mit Zähnchen; *ep*, Epidermis mit Drüsenzellen (*dr*); *fl*, erstarrte Samenflüssigkeit; *gl*, Glans penis; *k*, Penismembran; *kt*, äußerer Copulationstrichter; *prp*, Präputium; *rmgl*, Muskulatur der Glans penis.

Fig. 32. Parasiten aus *Isochaeta virulenta* usw. 1—4 Formen der »einzipfeligen« Parasitenart. 1—2 Bilder lebender Tiere, 3—4 Bilder der Tiere nach Trockenpräparaten. 5—6 Formen der »zweizipfeligen« Parasitenart. 5. Bild eines lebenden Tieres; 6. Bild einer Tieres nach einem Dauerpräparat.



2

bl
g
tb
schl
bm
oc
blg

3

6

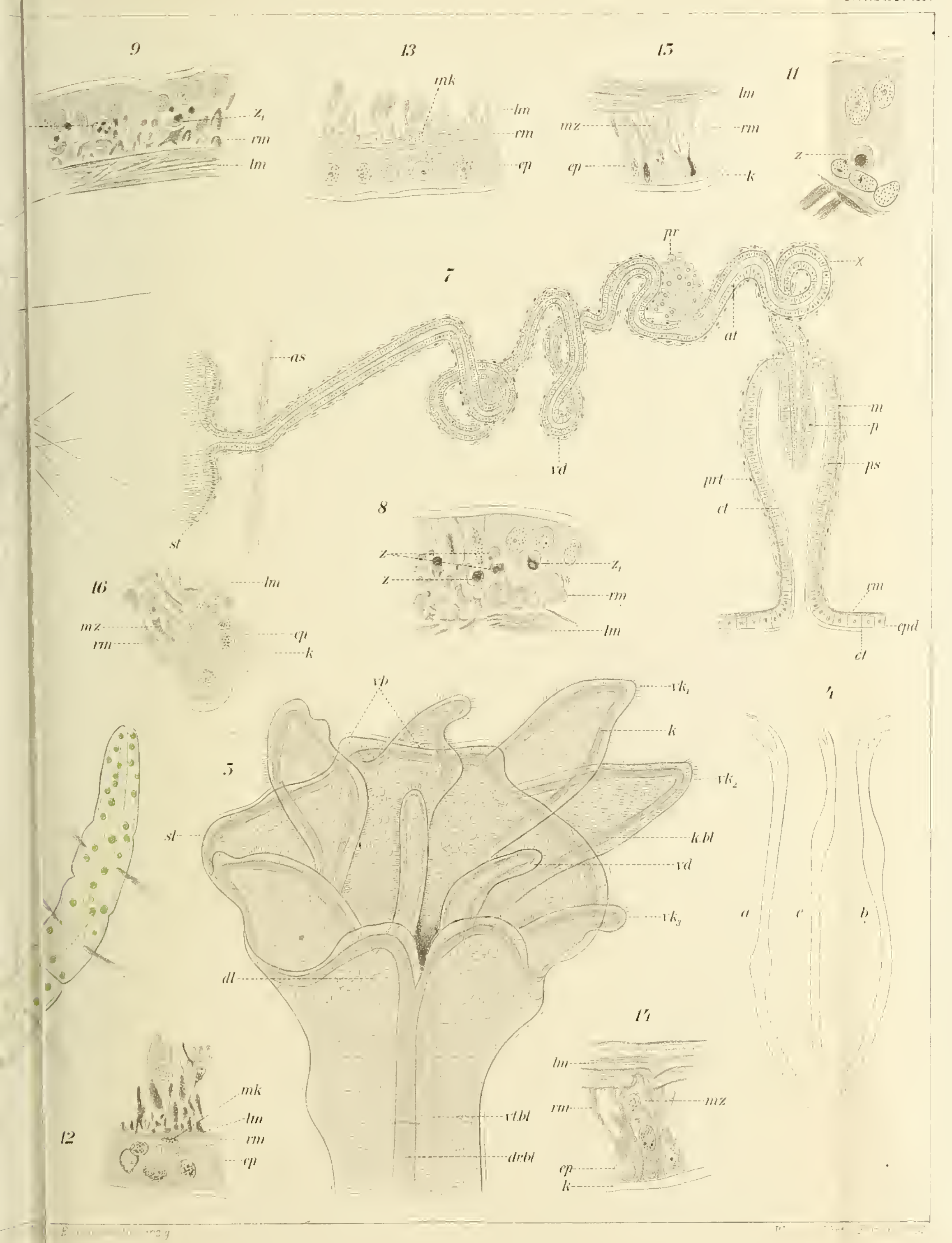
a
b
c
d

tb
w.gr
n

1

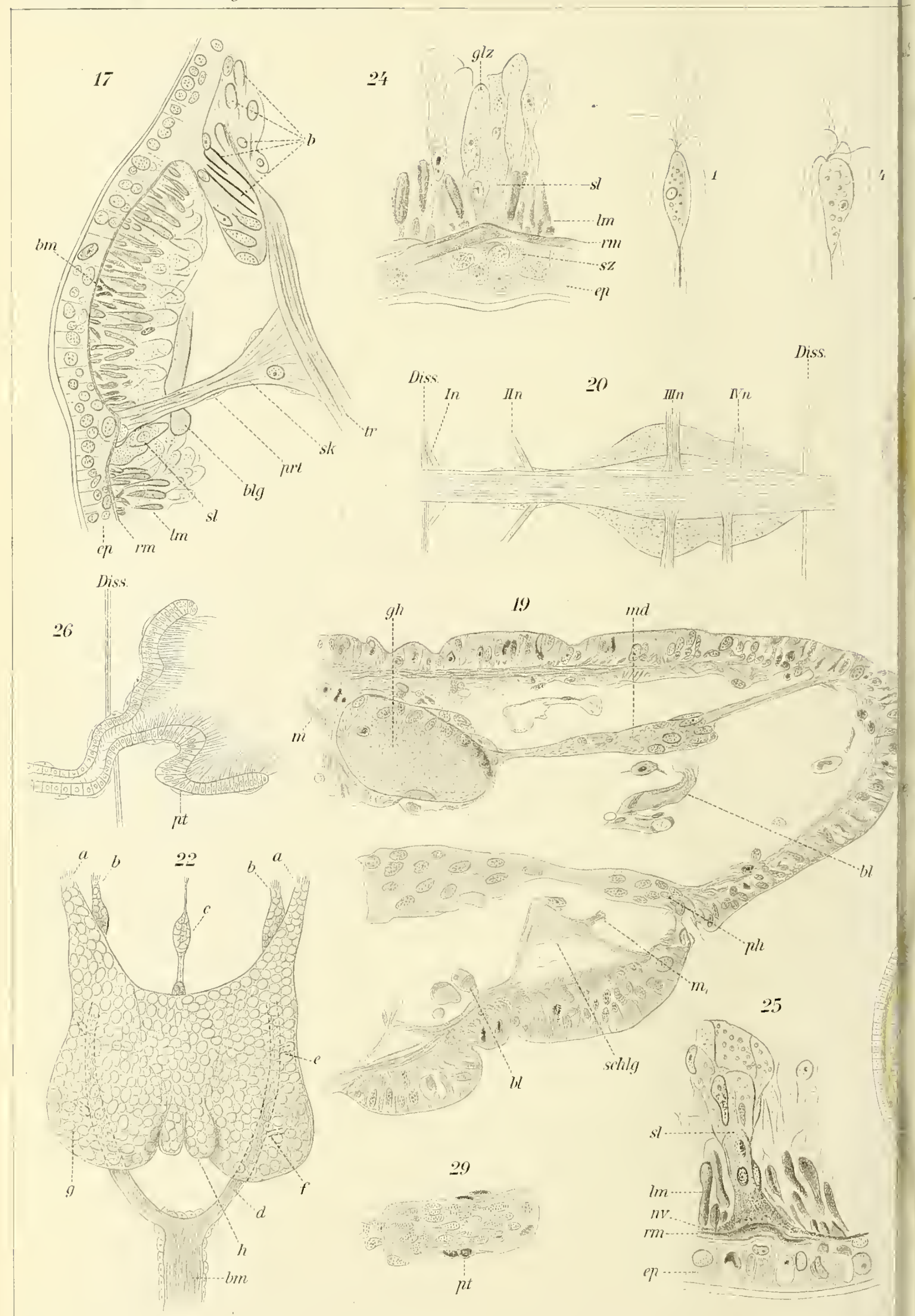
o
n

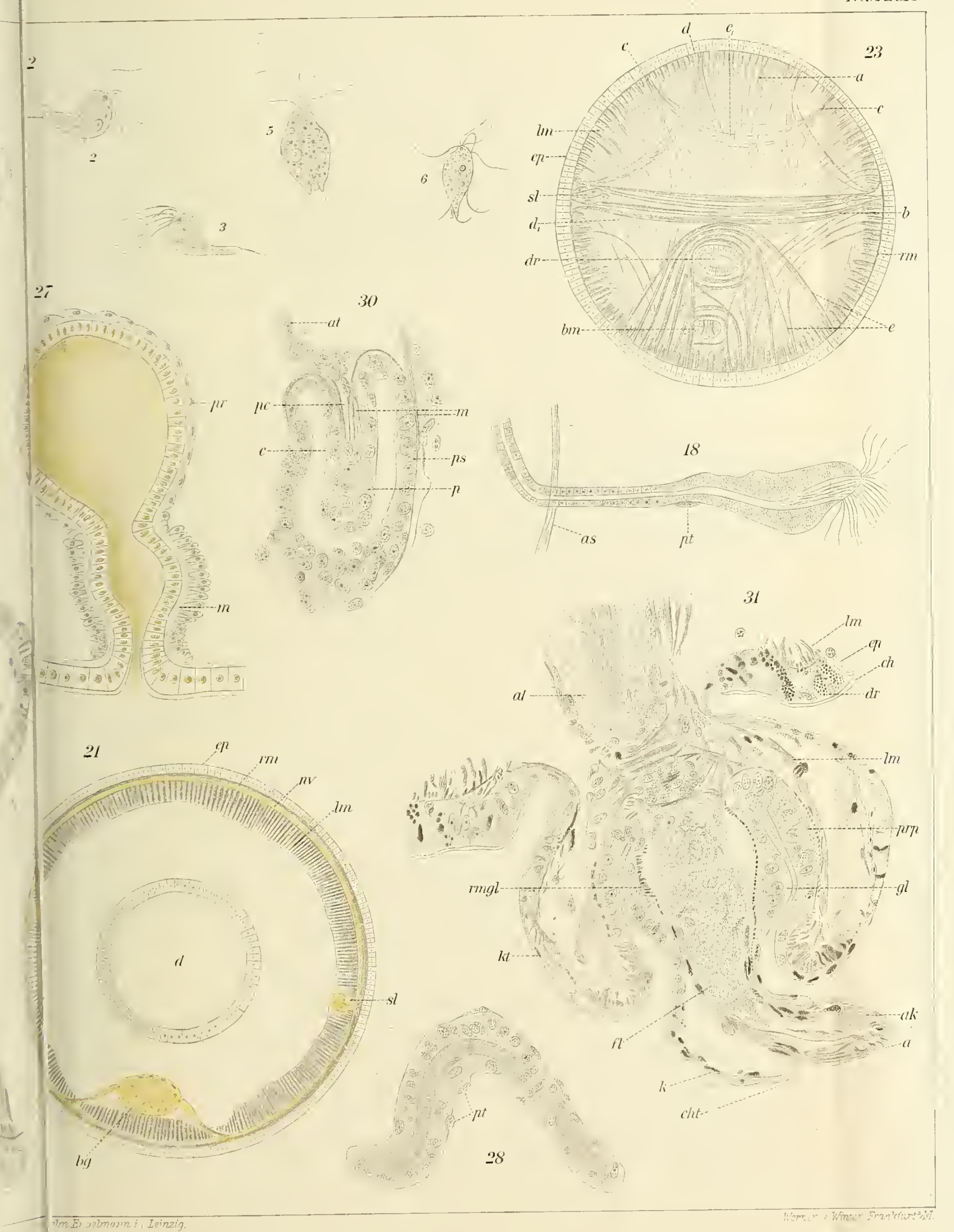
10


9
13
15
11
mk
z_1
lm
rm
ep
mz
k
z
pr
x
7
as
at
vd
m
p
ps
prt
ct
st
8
16
rm
epd
vp
vk_1
vk_2
vk_3
4
5
k.bl
dl
a
c
b
14
12
vt.bl
drbl




BRITISH MUSEUM
Z D
NATURAL HISTORY


17
b
bm
tr
sk
prt
blg
sl
lm
rm
ep
24
glz
sl
lm
rm
sz
ep
1
4
20
Diss.
In
IIn
IIIn
IVn
Diss.
26
Diss.
pt
19
gh
md
m
bl
ph
m,
schlg
bl
22
a
b
c
b
a
e
g
f
d
h
bm
29
pt
25
sl
lm
nv
rm
ep



...elm Engelmann i. Leipzig.
Werner & Winter, Frankfurt a/M.

Struktur und Bildung der Bruttaschen bei Cyclas cornea L.

Von

Helene Schereschewsky.

Mit 1 Figur im Text und Tafel XXX.

Die vorliegende Arbeit habe ich im zoologischen Laboratorium zu St. Petersburg unter Leitung des verstorbenen Herrn Professor FAUSSEK ausgeführt. Abgeschlossen wurde sie erst nach dem Tode des Herrn Professor FAUSSEK, dessen ich stets mit tiefster Verehrung gedenken muß. Ich erlaube mir Herrn Professor AWERINZEW meinen Dank auszusprechen, sowohl für das Durchsehen meiner Arbeit als auch für die mir erteilten Ratschläge. Dank schulde ich auch Frl. A. SUN, die die Ausführung der Zeichnungen zu dieser Arbeit liebenswürdig auf sich genommen hat.

Das Material zu dieser Arbeit ist von mir im August und September 1909 gesammelt worden. In Februar 1910 habe ich noch einige *Cyclas cornea* aus einem Eisloch herausgeholt. Die Größe der von mir fixierten Muscheln schwankt zwischen 5,7 und 12 mm.

Ich habe mich der folgenden Fixierungsflüssigkeiten bedient: eines angewärmten Gemisches einer gesättigten wässerigen Sublimatlösung mit 96° Alkohol und Essigsäure; starker Lösungen HERMANNS und FLEMMINGS Flüssigkeiten und eines Gemisches von Formaldehyd mit Alkohol und Essigsäure (nach LAVDOWSKY).

Die Schale des Muttertieres entfernte ich erst nachdem das Objekt im Alkohol gehärtet worden war; die Schale der Brut habe ich nicht speziell dekalzinieren müssen, da meistens das Quantum der in der Fixierungsflüssigkeit enthaltenen Säure dazu genügte. Die deutlichsten Bilder habe ich bei doppelter Färbung mit DELAFIELDS Hämatoxylin und Eosin, HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin und Eosin und Saffranin und Lichtgrün bekommen. Ich habe immer ganze Tiere in Schnitte zerlegt, nur wurde die Richtung variiert, so daß ich Serien

von Quer- und Längs-, Sagittal- und Frontalschnitten durch *Cyclas cornea* verschiedener Größe besitze.

Der Beschreibung der Bruttaschen von *Cyclas cornea* will ich eine kurze Beschreibung der Kiemenstruktur bei diesen Muscheln vorausschicken. Bei Jensens (1893) finden wir folgende Angaben: die äußere Kieme ist bei *Cyclas cornea* bedeutend kleiner, als die innere, welche letztere eine große Höhle enthält; nur der vordere Teil der inneren Kieme entbehrt einer solchen und ist der äußeren Kieme ähnlich gebaut. Ridewood (1903) weist darauf hin, daß bei Muscheln, welche *Cyclas cornea* nahe verwandt sind, die Interfilarsepten in verhältnismäßig kleiner Zahl vorkommen, wobei die inneren, der Höhle zugekehrten Teile der Kiemenblätter solcher Septen vollständig entbehren, so daß sie frei in die Höhle hineinragen, und weiter, daß die aufsteigende Lamelle der inneren Kieme im Vergleich zu der absteigenden bedeutend kleiner ist. In der Tat, die am vorderen Ende typische aufsteigende Lamelle erreicht im hinteren Teil der Kieme sehr kleine Dimensionen und geht bald in eine feste doppelte Wand über. Diese Wände der beiden inneren Kiemen verwachsen miteinander hinter dem Fuß. Dank diesem Umstand besitzen die Höhlen der inneren Kieme eine gemeinsame Öffnung.

Embryonen sind in allen von mir gesehenen Muscheln gefunden worden, sowohl in dem Herbst- als auch in dem Wintermaterial, von der Größe der Muscheln ganz unabhängig, nur daß in den kleineren *Cyclas cornea* eine kleinere Zahl von Embryonen und niedrigere Entwicklungsstufen beobachtet wurden. So habe ich auf Schnitten durch eine aus dem Eisloch genommene 5,7 mm lange *Cyclas cornea* vollständig normale Embryonen zu sehen bekommen (wobei die Leber des Muttertieres das typische Aussehen einer Hungerleber besaß). Pelseneer (1895) untersuchte *Cyclas cornea* von 4 mm und fand bei ihnen «des oeufs en développement dans les branchies» (p. 49).

Wie es scheint, tritt die Vermehrungsperiode lange vor Schluß des Wachstums auf. Eine Bestätigung dieser Erscheinung sehe ich in der Tatsache, daß die sich noch im Körper des Muttertieres befindende Brut, wenn auch nicht vollständig geschlechtsreif, jedenfalls der Geschlechtsreife sehr nahe ist.

Wie bekannt, befinden sich die Embryonen bei *Cyclas* in der Höhle der inneren Kiemen.

Beim Durchmustern einer Schnittserie habe ich feststellen können, daß die paarige Geschlechtsöffnung sich in die Höhlen der inneren Kiemen öffnet, wahrscheinlich da, wo die Höhlen der beiden Kiemen

miteinander verschmelzen — wie es bereits Stepanoff (1865) vermutet hat. Pelseneer (1895) gibt die genaue Lage der Geschlechtsöffnung an, berührt aber nicht die Frage, in welchen Beziehungen die letztere zu der inneren Kiemenhöhle steht. — «La portion postérieure (femelle) de la glande est continuée en arrière par un canal hermaphrodite qui se termine à l'orifice génital; celui ci, non reconnu jusqu'ici se trouve au dehors de la commissure viscérale auprès du point le plus ventral du rein (où est l'ouverture de celui ci) en avant du muscle rétracteur du pied» (p. 43). Dank dem Umstand, daß die Ausführungsgänge der Geschlechtsdrüsen in die Höhle der inneren Kiemen sich öffnen, gelangen die Geschlechtsprodukte unmittelbar in die letztere hinein.

In der Höhle der Kiemen liegen die befruchteten, in Entwicklung sich befindenden Eier gruppenweise, wobei jede Gruppe in eine zweischichtige Tasche eingeschlossen ist, welche letztere durch Wucherung einiger Kiemenblätter gebildet wird. Auf diese Tatsache hat Stepanoff (1865) zuerst hingewiesen Seine Angaben wurden später von Ziegler (1885) bestätigt. De Bruyne (1898) hält offenbar diese Frage für gelöst, da er sich mit der Hinweisung auf die Arbeiten der oben genannten Autoren begnügt. In der letzteren Zeit ist eine vorläufige Mitteilung von Poyarkoff (1910) erschienen, in welcher dieser Autor eine andre Ansicht vertritt. Es steht nur die äußere Bruttaschenwandung allein in unmittelbarer Verbindung mit den Kiemenblättern, während die innere Wandung einen geschlossenen Sack vorstellen soll.

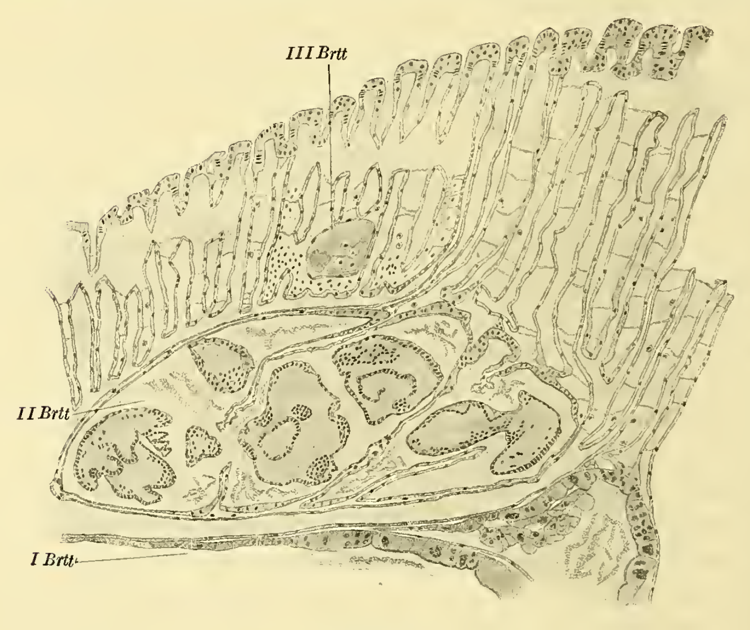
In den Kiemen der größten von mir gefundenen *Cyclas cornea* (Länge ungefähr 12 mm) habe ich nie mehr als drei, stets deutlich voneinander abgegrenzte, Bruttaschen gesehen, wobei in jeder Bruttasche von sechs bis acht auf derselben Entwicklungsstufe sich befindende Embryonen eingeschlossen waren (Textfig. *A*).

Es wird also Leydigs (1855) Angabe »gewöhnlich entdeckt man drei Säcke und jeder birgt mehrere Embryonen, selbst fünf bis sechs« (S. 60) bestätigt. Was die Zahl der Bruttaschen betrifft, treffen wir bei Stepanoff (1865) andre Angaben, die mit meinen Beobachtungen nicht übereinstimmen. Dieser Autor behauptet, daß in jeder Kieme bis zu zehn Bruttaschen zu finden sind und schreibt letzteren die Fähigkeit mit einander zu verschmelzen zu; — die jüngeren Bruttaschen enthalten gleichsam entwickelte Embryonen, während in den älteren »eine Brut von verschiedener Reife« (S. 12) zu finden ist.

Von den drei Bruttaschen besitzt die vordere größere Dimensionen und enthält am höchsten entwickelte Embryonen; die jüngsten Em-

bryonen liegen in der hinteren, dritten Bruttasche, die die kleinste ist (Textfig. *A*). Eine solche Anordnung der Embryonen ist bereits in Zieglers (1885) Arbeit erwähnt.

Es gelang mir, auf einer Serie eine junge Bruttasche (d. h. je eine in jeder der paarigen Kiemenhöhlen), welche eine Gruppe von in den ersten Furchungsstadien sich befindenden Eiern enthielt, zu finden. (Textfig. *A*). Die Kiemenblätter, die an der Bildung dieser Bruttasche



Textfig *A*.
Sagittalschnitt durch die innere Kieme und drei Bruttaschen von *Cyclas cornea*. Von der ersten vorderen Bruttasche (*IBrtt*) ist nur ein Teil abgebildet. *IIBrtt*, zweite, mittlere Bruttasche, die vollständig ausgebildet ist; die Scheidewände sind deutlich zu sehen; die in ihr eingeschlossenen Embryonen sind bedeutend entwickelt. *IIIBrtt*, dritte (hintere) Bruttasche, die noch nicht vollständig ausgebildet ist und Eier, die sich auf frühen Entwicklungsstadien befinden, enthält. Die in den ersten beiden Bruttaschen sich befindende Masse stellt das Secret vor. Komp.-Oc. 8; Zeiss. Obj. 6, Leitz. Auf $1/4$ verkleinert.

sich beteiligten, haben sich oberhalb der Gruppe geschlossen, es ist aber kein Unterschied in der Struktur der Bruttaschenwandungen und derjenigen der Kiemenblätter vorhanden. Der Raum der Bruttasche ist ungeteilt.

Aus den Querschnitten ist zu ersehen, daß die Bruttaschen an der Stelle, wo die absteigende Lamelle der inneren Kieme in die aufsteigende übergeht, ihren Ursprung haben. Stepanoff (1865) spricht die folgende Vermutung bezüglich den Bildungsmodus der Bruttaschen aus:

»Wenn die Eier nun in die inneren Kiemen, bzw. deren Hohlraum eingetreten sind, so legen sie sich zwischen den einzelnen Säulen der äußeren Kiemenlamelle fest, um dann alsbald von den umgebenden Zellen umwuchert zu werden« (S. 10); (es stimmen also meine Beobachtungen mit denjenigen von STEPANOFF (1865) nicht gänzlich überein) und vergleicht diesen Prozeß mit demjenigen der Bildung von Bruttaschen bei *Pipa* und der *Decidua reflexa* bei Säugetieren. Ein solcher Vergleich scheint mir ganz richtig zu sein.

Wie gesagt, ist die definitiv gebildete Bruttasche zweischichtig (Textfig. *A*). Zwischen der äußeren und inneren Bruttaschenwandung sind öfters bindegewebige Stränge, deren Vorkommen so typisch für die Struktur der Kiemenblätter ist, zu beobachten (Taf. XXX, Fig. 1 und 9). Diese Tatsache stellt einen neuen Beweis dar, daß eine unmittelbare Verbindung der zweischichtigen Bruttaschenwandung mit den Kiemenblättern existiert. Das Vorfinden von Blutzellen, die stellenweise in größerer Zahl als in den Kiemenblättern zwischen den Bruttaschenwandungen vorkommen, ist auch ganz verständlich (Textfigur *A*). In den Bruttaschenraum ragen Scheidenwände hinein, welche ihn in miteinander kommunizierende Kammern teilen und die Embryonen voneinander trennen (Textfig. *A*). Diese Scheidewände sind bereits von STEPANOFF (1865) beobachtet worden, nur faßt der letztere sie als »Falten« auf. Die sich in den Bruttaschen befindenden Embryonen sind von einer besonderen Flüssigkeit umspült, welche auf Präparaten als ein kleinkörniger acidophiler Niederschlag zum Vorschein kommt (Textfig. *A*). An der Basis der Bruttaschen sehen wir, daß die Wandungen aller an der Bildung der Bruttaschen beteiligten Kiemenblätter (diejenigen, welche in die äußere Bruttaschenwandung übergehen, ausgeschlossen) auf einer kleinen Strecke eine Verdickung aufweisen und daß die einander zugekehrten verschiedenen Kiemenblättern angehörenden Verdickungen miteinander verschmelzen (Textfigur *A*). Dennoch verlieren die Kiemenblätter ihre Individualität nicht vollständig: aus den Präparaten ist zu ersehen, daß die obenerwähnten Scheidewände nichts andres als ausgewachsene Kiemenblätter sind (Textfig. *A*). Die Zellen der Verdickungen besitzen eine ungefähr cylindrische Form, sind reich an Protoplasma und sind deutlich voneinander abgegrenzt (Taf. XXX, Fig. 2). Die Kerne derjenigen Zellen, welche nahe den Kiemenblättern liegen, sind verhältnismäßig reich an Chromatinkörnchen, die in ein Lininnetz eingelagert sind und enthalten ein bis zwei von Chromatinkörnchen umgebene Gebilde, welche letztere sowohl Kern- als auch Plasmafarben

aufnehmen. Sie färben sich entweder mit Delafields Hämatoxylin, Saffranin oder Heidenhains Eisenhämatoxylin — im letzteren Falle einen grauschwarzen Ton erhaltend — oder mit Eosin oder Lichtgrün und sind ungefähr einer Größe. In den Kernen der von den Kiemenblättern mehr entfernten Zellen der Verdickungen aber ist die Zahl solcher Gebilde größer; — es kommen Gebilde derselben Größe wie die soeben erwähnten vor, es werden aber auch kleinere getroffen. Die einen wie die andern sind von Chromatinkörnchen umgeben.

Meiner Meinung nach sind diese Gebilde, unabhängig von ihrer Größe, als Anhäufungen der Nucleolarsubstanz aufzufassen.

In den Zellen der Verdickungen sind öfters Mitosen zu beobachten (Taf. XXX, Fig. 2).

Auf die Zellen der Verdickungen folgen auch cylindrische, aber höhere, im Vergleich zu den ersteren, Zellen, welche nicht einen, sondern zwei oder drei (zuweilen auch mehr) Kerne besitzen, von denen jeder durch die Deutlichkeit seiner Umrisse und die Zahl und Größe seiner Nucleolen denjenigen der Nachbarzellen der Verdickungen ähnlich ist (Taf. XXX, Fig. 3). Solche Elemente stellen einen Bestandteil der inneren Bruttaschenwandung oder der Scheidewände vor. Neben ihnen liegen breitere, meistens einkernige, Zellen, nur sind ihre Kerne groß und zeichnen sich durch ihre unregelmäßige Form aus. Die Kompliziertheit des Konturs weist darauf hin, daß solche Kerne durch Verschmelzung einiger Kerne einer Zelle entstanden sind. Diese Vermutung wird durch das Vorkommen solcher Zellen, in denen gleichzeitig mit einem polymorphen Kern noch ein oder zwei kleine Kerne zu treffen sind (Taf. XXX, Fig. 3) bestätigt. In den polymorphen Kernen sind die Chromatinkörner verhältnismäßig weit voneinander entfernt (Taf. XXX, Fig. 4, Fig. 6, Zellen 1, 2, 3). In Zahl und Größe sind die in diesen Kernen eingeschlossenen Nucleolen größer als die oben erwähnten. Die derartige Kerne enthaltenden Zellen sind weniger reich an Plasma, welches in der Nähe des Kernes vacuolisiert ist (Taf. XXX, Fig. 4). Auf der Zellperipherie bekommt man einen Streifen zu sehen, welcher dank seiner Struktur, als Stäbchensaum aufzufassen ist (Taf. XXX, Fig. 4 u. 6). Ein ähnlicher Streifen, aber noch schmäler und mit einer weniger deutlichen Struktur ist bereits bei den mehrkernigen Zellen zu finden (Taf. XXX, Fig. 3).

Von den Verdickungen noch weiter entfernt, liegen noch größere blasser gefärbte, plasmaärmere Zellen, deren Kerne groß und blaß gefärbt sind (Taf. XXX, Fig. 0, 5, 6, Zelle 4). Zwischen den in letzteren

enthaltenen Nucleolen sind längliche Nucleolen zu finden, die die Farbe unregelmäßig aufnehmen (das Innere des Gebildes ist — im Vergleich zum Randteil — blasser gefärbt). Solche längliche Nucleolen liegen im Kern von einem hellen Hofe umgeben (Taf. XXX, Fig. 5); es sitzen ihnen keine Chromatinkörnchen auf.

Sowohl rundliche, von Chromatinkörnchen umgebene, wie auch verlängerte Nucleolen, sind auf den Präparaten entweder ganz am Kernrand, an der Grenze zwischen Kern und Protoplasma, oder im letzteren zu treffen (Taf. XXX, Fig. 4, 5, 6, Zelle 1, 2, 3). Die außerhalb des Kernes sich befindenden rundlichen Nucleolen sind ebenfalls von Chromatinkörnern umgeben (Taf. XXX, Fig. 6, Zelle 1, 2, 3). Auf den mit Osmium fixierten Präparaten sind in den Kernen solcher Zellen bräunlich schwarze Körner zu sehen, die der Größe und Lage nach vollständig den Chromatinkörnern entsprechen (Taf. XXX, Fig. 6, Zelle 4). Ähnliche schwarze Körner treten eigentlich bereits in kleineren Zellen auf.

Dank der starken Plasmavacuolisation (am größten sind die Vacuolen in der Nähe des Kernes) sieht das Plasma solcher großen Zellen netzartig aus, wobei die Grobmaschigkeit des Netzes mit der Zellgröße zunimmt. Öfters nimmt das Plasmanetz in der Nähe des Kernes Kernfarben auf, oder es enthält basophile Körner (Taf. XXX, Fig. 4). Auf osmierten Präparaten bekommen wir an der Zellbasis in den Maschen des Netzes Anhäufungen osmierter Körner zu sehen (Taf. XXX, Fig. 6, Zelle 4).

Im distalen, dem Lumen der Bruttaschc zugekehrten Teil der Zelle liegen in den Maschen des Plasmanetzes mehrzählige schwache, acidophile Körner, wobei die meisten von geringer Größe sind, obwohl auch solche Gebilde vorkommen, die ihrem Ansehen nach an Nucleolen erinnern (sie sind nur blasser gefärbt) (Taf. XXX, Fig. 6, Zelle 4). Dem freien Rand der Zelle noch näher gelegen, ist ein breiter Streifen, in welchen Schichten zu sehen sind und welcher sich sowohl mit Delafields Hämatoxylin, als auch mit Lichtgrün färbt. Dieser Streifen liegt unmittelbar unter dem in solchen Zellen sehr breiten und deutlichen Stäbchensaum (Taf. XXX, Fig. 6, Zelle 4).

Aus derartigen Zellen, gerade in der Reihenfolge in der sie beschrieben worden sind, besteht derjenige Teil der inneren Wandungen der Bruttaschen und ihrer Scheidewände, welcher unmittelbar auf die Verdickungen folgt.

Der übrige Teil der inneren Wandung der Bruttasche, welcher mit dem Wachstum der letzteren größer wird (vgl. Textfig. *A*) besteht aus

flachen, ausgezogenen, undeutlich voneinander abgegrenzten Zellen mit kleinen, ebenfalls ausgezogenen, ovalen Kernen.

Was die freien Enden der Scheidewände anbetrifft, so sind sie, ihrer Struktur nach, den Kiemenblättern ähnlich (Textfig. *A*). Es ist bemerkenswert, daß ich in diesem Teil der Scheidewand eine typische Mitose gesehen habe.

Die äußere Bruttaschenwandung ist vollständig gleichartig gebaut und besteht aus eben solchen flachen ausgezogenen Zellen, die längliche ovale Kerne besitzen und undeutlich voneinander abgegrenzt sind, wie diejenigen, welche einen Teil der inneren Bruttaschenwandung ausmachen (Taf. XXX, Fig. 1 u. 6). Die Vermehrung der Kerne geschieht in der äußeren Bruttaschenwandung auf mitotischem Wege.

Bei näherer Beobachtung der inneren Bruttaschenwandung und der Scheidewände stellt sich heraus, daß die Elemente gruppenweise liegen, wobei die Zellen einer Gruppe untereinander gleich sind, und daß die ganz großen Zellen miteinander verschmelzen können. Es findet sogar Verschmelzung der Kerne statt (Taf. XXX, Fig. 7). In solchen Fällen zeigen Einsenkungen des Stäbchensaums die Stellen der verschwundenen Zellgrenzen an. In Zelle 5 (Taf. XXX, Fig. 6) hat die Verschmelzung der Kerne nicht stattgefunden — zwischen den Kernen der miteinander verschmolzenen Zellen liegt etwas Plasma.

Den großen Zellen angrenzend, liegen verhältnismäßig niedrige aber ebenfalls mit Stäbchensaum versehene Zellen, welche sich von den oben beschriebenen dadurch unterscheiden, daß an ihrer Basis in »Vacuolen« des, im Vergleich zu demjenigen der großen Zellen etwas festeren Plasma, einige ovale Kerne liegen, die in Struktur und auch in Zahl und Größe der Nucleolen den polynucleolären Kernen der Verdickungen ähnlich sind (Taf. XXX, Fig. 1). In einer solchen Zelle habe ich außer derartigen ovalen Kernen noch einen Kern unregelmäßiger Form — demjenigen der größeren Zellen ähnlich — welcher der Zellperipherie näher gelegen war, beobachten können (Taf. XXX, Fig. 8).

Außerdem sind noch niedrige, mit einem Stäbchensaum versehene mehrkernige Zellen zu treffen, deren Kerne nicht mehr an der Zellbasis, sondern näher der Peripherie gelegen sind und mehr oder minder miteinander verschmelzen (Taf. XXX, Fig. 7).

Diejenigen großen Zellen der inneren Bruttaschenwandung, welche den flachen Elementen der letzteren angrenzen, zeichnen sich von den übrigen dadurch aus, daß ihr peripherer Teil keine deutlichen Umrisse besitzt; es ist kein Stäbchensaum vorhanden, und es wird öfters schwierig

zu entscheiden, was der Zellkörper und was ein Teil der Masse desjenigen Stoffes, welcher im Lumen der Bruttasche sich befindet, ist. Gerade an solchen Stellen ist der Stoff (vielleicht durch eine etwas gröbere Struktur ausgezeichnet) in besonders großen Mengen aufzufinden (Taf. XXX, Fig. 9). Die typischen Merkmale der Kernstruktur treten in denjenigen Zellen, welche den flachen Elementen am nächsten liegen, nicht so deutlich hervor. Die von den Verdickungen noch weiter entfernten Elemente weisen schon gar keine Ähnlichkeit mit den großen Zellen auf: wir haben vor uns (Taf. XXX, Fig. 9) eine Lage flacher Zellen, welche den übrigen Teil der inneren Bruttaschenwandung ausmachen.

Innerhalb der soeben beschriebenen großen, den flachen Elementen angrenzenden Zellen, sind manchmal ein bis zwei Blutkörperchen zu finden (Taf. XXX, Fig. 10). Es kommen zwischen den typischen großen Zellen solche vor, deren Kerne ein andres Aussehen, als oben beschrieben wurde, besitzen. So ist in einigen das Chromatin in Form von Stäbchen und Schleifen an der Peripherie gelagert, eine große Ähnlichkeit mit Bildern von Karyolyse aufzeigend (Taf. XXX, Fig. 11). In andern ist das Chromatin viel dichter als gewöhnlich, es ist kein Lininnetz vorhanden; die Kerne selber sind kleiner und bedeutend dunkler gefärbt, sich durch alle diese Merkmale pyknotischen Kernen annähernd (Taf. XXX, Fig. 12). Es sind von Stauffacher (1910) und Poyarkoff (1910) mehrpolige Mitosen in den großen Zellen beschrieben worden. Indem ich eher geneigt bin, das Vorkommen der mehrpoligen Mitosen anzunehmen, als es zu bestreiten, muß ich sagen, daß ich auf meinen Präparaten keine genügend klaren Bilder der letzteren aufgefunden habe.

Aus dem Geschildertem ist deutlich zu ersehen, daß die innere Bruttaschenwandung ein drüsiges Epithel vorstellt. Eine Vorbereitung zur späteren secretorischen Tätigkeit ist bereits in den Zellen der Verdickungen zu beobachten — die Kerne werden polynucleolär (Taf. XXX, Fig. 2). Die den Verdickungen angrenzenden Elemente der inneren Bruttaschenwandung und der Scheidewände behalten noch eine gewisse Ähnlichkeit mit den Zellen der ersteren, allein, sie sind vielkernig (Taf. XXX, Fig. 3), augenscheinlich hat eine Zerbröckelung des Kernes stattgefunden — was in intensiv funktionierenden Zellen öfters vorkommt. Auf ihrem freien Rand wird ein schmaler Streifen sichtbar, welcher, wie es die in späteren Phasen der secretorischen Tätigkeit sich befindenden Zellen aufweisen, bei weiterer Entwicklung zu einem Stäbchensaum wird. Ferner bekommen wir Zellen mit polymorphen

Kernen zu sehen, wobei jeder Kern durch Verschmelzung vereinzelter Kerne einer Zelle gebildet wird. Ob alle Kerne einer Zelle miteinander verschmelzen, oder ob einer oder einige als »Reservekerne« erhalten bleiben, ist schwer zu entscheiden.

Die späteren Secretionsstadien sind in den Zellen dargestellt, in deren Kerne viele, darunter auch längliche, Nucleolen zu finden sind (Taf. XXX, Fig. 5); im Protoplasma solcher Zellen treffen wir noch unveränderte Nucleolen (Taf. XXX, Fig. 4 u. 6, Zellen 1, 2, 3) und auch eine basophile Substanz (wahrscheinlich chromatischer Herkunft), welche einerseits das in der Nähe des Kernes sich befindende Protoplasma durchdringt, anderseits aber im letzteren auch als Körnchen vorkommen kann. (Taf. XXX, Fig. 4 u. 6, Zelle 4). Im distalen Teil dieser Zellen sind zwei verschiedene Regionen zu unterscheiden. — Die eine Region ist die der acidophilen Granula (man könnte sie eigentlich Secretgranula nennen), welche, wenn nicht ausschließlich, so doch zum größten Teil aus den einer Umwandlung anheimgefallenenen Nucleolen entstanden sind (Taf. XXX, Fig. 6, Zelle 4). Die andre Region liegt dem Stäbchensaum unmittelbar an; in ihr finden wir eine Substanz angehäuft, in der Schichten auftreten und die sich sowohl mit Delafields Hämatoxylin als auch mit Lichtgrün färbt. Diese Substanz halte ich für das fertige Secret.

Die osmierten Präparate zeigen uns, daß einige Chromatinkörner bereits im Kern gewissen Umwandlungen anheimfallen. — Das Schwarzwerden bei Einwirkung von Osmiumsäure einiger Körner, meiner Meinung nach Chromatinkörner, das innerhalb des Kernes und auch im Protoplasma an der Zellbasis zu beobachten ist, muß als eine Umwandlungsstufe des zur Bildung des Secrets dienenden Chromatins gedeutet werden.

Das Secret selber verhält sich gegen Osmiumsäure ganz neutral.

Die niedrigen geschrumpften, mehrere ovale Kerne besitzenden Zellen deute ich als Zellen, die bereits funktioniert haben und ihre secretorische Tätigkeit erneuern. Besonders deutlich ist es aus Taf. XXX, Fig. 8, zu ersehen, da auf dieser Figur eine Zelle dargestellt ist, in der, gleichzeitig mit den kleinen ovalen, an der Zellbasis liegenden Kernen noch ein polymorpher, mehr peripher gelegener Kern, dessen Funktion als abgetan zu deuten ist, vorkommt. Die Herkunft der kleinen ovalen Kerne ist mir unklar geblieben. Möglicherweise verschmelzen nicht alle Kerne einer vielkernigen Zelle miteinander, sondern es bleiben Reservekerne zurück, die als soeben beschriebene ovale Kerne bei der Funktionserneuerung der Zelle hervortreten. Eine derartige Ver-

mutung trifft man in MAZIARSKYS (1910) Arbeit über den Bau der Zellen im Mitteldarm der Isopoden.

Die Erneuerung der Excretionstätigkeit derartiger vielkerniger Zellen besteht darin, daß die ovalen Kerne miteinander verschmelzen und daß die ganze Zelle augenscheinlich dieselben, bereits beschriebenen, Phasen der Secretbildung durchmacht.

Der körnige Niederschlag der Substanz, welche das Lumen der Bruttaschen ausfüllt, ist öfters ganz dicht an den Wandungen zu sehen. Meiner Meinung nach unterliegt es keinem Zweifel, daß diese Substanz als Secret des drüsigen Epithels — der inneren Bruttaschenwandung und der Scheidewände — aufzufassen ist. Eine Bestätigung davon ist aus den Bildern zu ersehen, die wir auf den Schnitten, welche eine Bruttasche an der Stelle, wo das drüsige Epithel der inneren Bruttaschenwandung in den aus flachen Zellen bestehenden Teil der Wandung übergeht, beobachten können (Taf. XXX, Fig. 9). An diesen Stellen tritt keine deutliche Abgrenzung der Zellen von der im Lumen der Bruttaschen sich befindenden Substanz (welche ich als Secret bezeichne) auf.

In derselben Weise deutet LEYDIG (1855) die Rolle der großen Zellen. In seiner Beschreibung der Struktur der Bruttaschen, spricht sich dieser Verfasser betreffend der Funktion der großen Zellen folgenderweise aus: »Die Bruttaschen wimpern weder außen noch innen und haben an ihrer Innenfläche eine sehr merkwürdige Zellenlage, die wahrscheinlich die Absonderung der hellen Flüssigkeit besorgt, in der die Früchte schwimmen. Die Zellen sind von sehr verschiedener Größe . . . die kleinsten haben die gewöhnlichen Charaktere elementarer Zellen, die größeren aber, welche in das Innere der Bruttaschen knospenartig vorspringen, zeigen eine äußere Eiweißzone, die sehr wenig dem Wassereinfluß widersteht und bald bedeutend aufquillt, dann einen körnigen Inhalt, in welchem eine ungewöhnlich starke Vermehrung der Kerne statt hat (ich zählte 20 und mehr) ohne daß die Inhaltkörnchen sich um die neuen Kerne gruppiert hätten« (S. 60). STEPANOFF (1865) bestreitet den drüsigen Charakter der großen Zellen nicht, er gibt ihn sogar zu, hält sich aber bei dieser Frage nicht auf. In ZIEGLERS (1885) Arbeit finden wir ebenfalls keine neue Angaben, dafür spricht sich DE BRUYNE (1898), welcher zwar keine ausführliche Beschreibung davon gibt, entschieden zugunsten des drüsigen Charakters der großen Zellen aus: »Cette sécrétion est très interessante à observer dans les préparations histologiques; nous n'en donnerons pas une description puisque le sujet s'écarte trop de la question, dont

nous traitons» (p. 284). Die ausführlichste Beschreibung der Bruttaschenstruktur gibt POYARKOFF (1910): «L'assise externe est formée de cellules très aplaties à cytoplasma réticulaire, à noyau ovale; les membranes cellulaires qui séparent les cellules entre elles sont indistinctes. L'assise interne cst formée de grosses cellules variables de forme . . . Quelquefois elles sont aplaties . . . alors elles se sont probablement étalées pour prendre la place de grosses cellules trouvées dans la cavité du sac. Les jeunes cellules renferment un réticulum abondant, qui devient plus lâche dans les grosses cellules. Les membranes cellulaires sont assez nettes; il n'y a pas de basale. La surface libre des cellules . . . présente une bande de largeur variable où la plupart des trabécules cytoplasmiques, plus nombreuses ici qu'ailleurs sont orientés perpendiculairement à la surface des cellules; d'autres trabccules sont dirigés obliquement. Cette formation analogue jusqu'à un certain point au plateau strié d'un épithélium apparaît plus nettement dans les cellulcs âgées dont le réticulum devient lâche partout sauf au niveau de cette bande. Le noyau de ces cellules est très polymorphe . . . il renferme plusieurs nucléoles, tandis que les noyaux normaux des différents tissus de *Cyclas* n'en renferment qu'un ou deux» (p. CXXVI—CXXVII). Die kleinen Zellen der inneren Bruttaschenwandung deutet dieser Verfasser als junge Zellen, welche zu großen Elementen mit polymorphem Kern heranwachsen. Nach POYARKOFF (1910) können die polymorphen Kerne in dreierlei verschiedenen Wcisen entstehen:

1) durch Knospenbildung;

2) als Resultat mehrpoliger Mitosen: «Le noyau polymorphe présentc une sorte de colonie de noyaux simples qui subissent simultanément la même évolution mais qui conservent unc certaine indépendance réciproque. Chaque noyau bourgcon paraît se diviser pas sa mitose propre; il en résulte pour l'ensemble de la cellule la formation d'une karyokinèse multipolaire . . .» (p. CXXIX).

3. durch Verschmelzung einiger Kerne, wobei der Verfasser die Vcrmutung ausspricht, daß die in den großen, einen polymorphen Kern besitzenden Zellen vorkommenden klcinen Kerne, als umgewandelte Kerne der in die Zellen eingedrungenen Wanderzcllen zu deuten sind: «Il est donc presquc certain que ces petits noyaux sont les noyaux des cellules migratrices venues de dehors» (p. CXXXI). (Wahrscheinlich ist dcr Verfasser durch Präparate auf denen die einzclnen Lappen eines polymorphen Kernes beim Schneiden getroffen waren, irregeführt worden.) In derselben Arbeit wird auch die Möglichkeit einer Ver-

schmelzung einiger Zellen der inneren Bruttaschenwandung miteinander angegeben.

Nach Poyarkoff (1910) geraten die großen Zellen der inneren Bruttaschenwandung in den Raum der Bruttaschen hinein und werden durch Blutzellen ersetzt, welche letztere in ähnliche große Zellen sich verwandeln. Was die an der Bruttaschenbasis sich befindenden kleinen Zellen betrifft, so schreibt Poyarkoff (1910) er könne darüber nichts Bestimmtes sagen, da er keine frühen Bildungsstadien der Bruttaschen getroffen habe, daß er aber eine Analogie zwischen dem Prozeß der Bruttaschenbildung und dem von ihm auf seinen Präparaten in einem Falle beobachteten — einige in der Pallealhöhle sich befindende Embryonen berührten an einer Stelle die Körperwand des Muttertieres, eine Anhäufung von Leucocyten in diesem Punkte hervorrufend [ich meinerseits, habe ähnliche Bilder nie beobachtet] — vermutet und darum geneigt ist auch die kleinen Zellen als Leucocyten zu deuten.

Zum Schluß sagt dieser Verfasser folgendes: «Je classerai donc l'incubation des embryons de *Cyclas* comme un cas d'éctoparasitisme acompagné de la formation d'un follicule au moins en partie, peut-être même totalement, mésodermique» (p. CXXXV).

Meine Beobachtungen stimmen nicht mit denjenigen von Poyarkoff (1910) überein. Erstens, ist für mich die direkte Verbindung sowohl der äußeren, als auch der inneren Bruttaschenwandung mit den Kiemenblättern unbestreitbar, so daß die Vermutung einer, wenn auch teilweise mesodermalen Entstehung der inneren Bruttaschenwandung meiner Meinung nach irrtümlich ist. Zweitens, aus den von diesem Autor angegebenen drei verschiedenen Fällen der Entstehungsweise eines polymorphen Kernes habe ich immer nur einen Fall beobachten können — und zwar — das Verschmelzen einzelner Kerne.

Auch bin ich mit Poyarkoffs (1910) Deutung der Rolle, die die Blutzellen bei der Bildung des polymorphen Kernes spielen, nicht einverstanden: zwar habe ich zuweilen ein oder zwei Blutzellen innerhalb einer großen Zelle getroffen, doch waren sie immer als typische Blutzellen zu erkennen (Taf. XXX, Fig. 10), so daß die Möglichkeit einer Verschmelzung ihrer Kerne mit dem Zellkern nicht zugegeben werden könnte. Ob es nicht einfacher wäre, diese Erscheinung als ein einfaches Eindringen von Blutkörperchen in eine Zelle, deren Lebenskraft vermindert ist, zu deuten? Eine Bestätigung einer solchen Vermutung sehe ich darin, daß derartige Blutkörperchen enthaltende Zellen auf einer bedeutenden Entfernung von den Verdickungen zu finden sind, so daß man sie als »alte« Zellen bezeichnen könnte.

Ebenfalls habe ich auf meinen Präparaten keine Bilder gesehen, die man als verschiedene Stadien einer Umwandlung von Leucocyten oder Wanderzellen in große Zellen der inneren Bruttaschenwandung deuten könnte. — Die große Zahl der in unmittelbarer Nähe der Bruttaschenwandung sich befindenden Blutzellen kann wiederum, würde ich denken, richtiger und einfacher erklärt werden, wenn man die intensive Tätigkeit der Drüsenzellen, welche einer großen Zufuhr von frischen Nahrungsstoff bedürfen, ins Auge faßt.

Bei POYARKOFF (1910) finden wir noch Angaben über die Teilung der Nucleolen, ich aber bin eher geneigt zu denken, daß die Nucleolen in situ gebildet werden, daß es Anhäufungen eines sich im Kern bildenden Stoffes sind, welche die Fähigkeit des Wachstums (durch weitere Ansammlungen des Stoffes) besitzen und miteinander zu vorübergehend großen länglichen Gebilden verschmelzen können (Taf. XXX, Fig. 5).

Die sich an den Übergangsstellen der Kiemenblätter in die Bruttaschenwandungen und Scheidewände befindenden Verdickungen sind Punkte, in denen neue Drüsenzellen gebildet werden. Meiner Meinung nach findet die Vermehrung der zur Bildung des Drüsenepithels dienenden Elemente ausschließlich in diesen Verdickungen statt und ich kann die von POYARKOFF (1910) zugegebene Möglichkeit, daß die von ihm in den großen Zellen beobachteten mehrpoligen Mitosen zur Vermehrung dieser Elemente dienen könnten ganz und gar nicht annehmen.

Multipoläre Mitosen in den Zellen des »Nährfachs« von *Cyclas* sind auch von STAUFFACHER (1910) beobachtet worden. Er schätzt sie als eine Bestätigung seiner Theorie, daß der für die gewöhnliche Mitose typischen bipolaren Anordnung der Chromatinelemente eine Phase der multipolären Anordnung der letzteren vorangeht.

In den definitiv gebildeten Bruttaschen habe ich typische Mitosen bloß in den Verdickungen getroffen, während alle Abschweifungen von der normalen Kernstruktur in den großen Zellen unbestreitbar auf Degenerationsprozesse hindeuten (Caryolyse, Pyknose und vielleicht auch mehrpolige Mitosen).

Also ist die Entstehung neuer Zellen des Drüsenepithels auf bestimmte Punkte, bestimmte Gebilde bezogen, welche man mit den Krypten des Mitteldarms der Arthropoden vergleichen könnte.

Einige Angaben MAZIARSKYS (1910) über den Bau des Isopodendarms erinnern an das, was an dem Drüsenepithel der inneren Bruttaschenwandungen bei *Cyclas* zu beobachten ist. — «La chromatine éliminée du noyau comme nous avons pu le démontrer dans des con-

ditions favorables donne le materiel pour la sécrétion protoplasmique ou forme elle même, après avoir subi quelques changements, les grains de sécrétion. Les préparations fixées par le liquide de Flemming et colorées ensuite pas la safranine permettent d'accepter cette manière de voir. On y voit la transformation des grains chromatiques en grains de sécrétion . . .» (p. 541). Und weiter — «La dégéneration du noyau est suivie par la dégéneration du protoplasme; celle-ci n'a d'ailleurs pas toujours lieu par ce que le noyau dégénéré est très souvent remplacé par un autre noyau qui se trouve dans l'élément cellulaire et qui provient de l'amitose survenue dans les périodes antérieures» (p. 522).

Leere, zusammengefallene Bruttaschen, wie sie Stepanoff (1865) beschreibt, habe ich nicht zu sehen bekommen.

Zum Schluß will ich noch die Frage des Nahrungsstoffes der in den Bruttaschen sich befindenden Embryonen berühren. Leydig (1855) schreibt der die Embryonen umgebenden Flüssigkeit die Rolle eines Nahrungsstoffes zu. Stepanoff (1865) sagt, daß die Embryonen sich von den abfallenden großen Zellen ernähren. De Bruyne (1896) spricht sich dafür aus, daß die Embryonen sich teilweise von in das Bruttaschenlumen gelangten Leucocyten ernähren. Die Rolle, die die Blutzellen, welche er in großer Zahl im Bruttaschenlumen findet, berührend, schreibt dieser Verfasser folgendes «Le tissu conjonctif entourant de tous parts le tissu épithéliale de la chambre incubatrice, renferme un grand nombre de leucocytes et de phagocytes en tous points semblables à leurs correspondants arrivés dans cette cavité après perforation de l'épithelium» (p. 284). De Bruyne (1898) hat öfters sowohl das Secret der Drüsenzellen der inneren Bruttaschenwandung als auch Blutzellen im Darm der Embryonen getroffen. Darin, daß die Embryonen sich von Leucocyten ernähren sieht De Bruyne (1898) eine «adaptation fonctionelle».

Poyarkoff (1910) kehrt zur Anschauung Stepanoffs (1865) zurück. Ich, meinerseits, habe im Bruttaschenlumen nur sehr wenige Zellelemente getroffen, so daß es für mich unmöglich wäre, sie als ständigen, nicht zufälligen Nahrungsstoff zu betrachten. Als solcher kann, meiner Meinung nach, nur das Secret der Drüsenzellen der inneren Bruttaschenwand dienen.

Also werden die Bruttaschen von *Cyclas cornea* durch Auswachsen der Kiemenblätter der inneren Kieme gebildet und ragen in die Höhle der letzteren frei herein. Die inneren Bruttaschenwandungen und

Scheidenwände bestehen zum Teil aus einem drüsigen Nahrungsepithel, dessen Elemente in den Verdickungen, den »Crypten«, welche an den Übergangsstellen der Kiemenblätter in die Bruttaschenwandungen und Scheidewände entstehen, gebildet. Bei der Secretbildung findet ein Heraustreten von Nucleolen aus den polymorphen Kernen statt, welche letztere als Resultat der Verschmelzung einzelner Kerne (die ihrerseits durch Zerbröckelung eines Kernes entstanden sind) aufzufassen sind, und auch vom Chromatin, das ebenfalls an der Secretbildung beteiligt ist.

Anhang.

Nebenbei möchte ich einen Befund bekannt machen betreffend des Verhaltens der *Anodonta*-Kieme gegenüber den in ihr eingeschlossenen *Rhodeus*-Embryonen. Die Haut der Fischembryonen liegt nämlich stellenweise dem Kiemengewebe der Muschel dicht an, was aber auf der schematischen Zeichnung (Taf. XXX, Fig. 13) nicht abgebildet worden ist. Dabei ist an diesen Stellen eine große Anhäufung von Blut- und Wanderzellen, die aus dem Kiemengewebe der Muschel herausgetreten sind, zu beobachten.

Da der Fischembryo aber viel Dotter besitzt, ist es kaum anzunehmen, daß diese Blut- und Wanderzellen eine ernährende Funktion besitzen.

St. Petersburg, April 1911.

Nachtrag.

Als meine Arbeit schon im Drucke war, ist mir dank der liebenswürdigen Hinweisung des Herrn Prof. Ehlers die Arbeit Wasserloos »Über die Entwicklung der Kiemen bei *Cyclas cornea*« (Zoologische Jahrbücher Bd. XXXI, Heft 2, 1911) bekannt geworden.

Die Frage der Struktur der Bruttaschen bei *Cyclas* wird von diesem Autor nur gestreift, ohne daß er ihr eine besondere Aufmerksamkeit schenkt. Im großen und ganzen ist die Bruttaschenstruktur ganz richtig von Wasserloos geschildert worden, nur ist seine Annahme betreffend der Verschmelzung einzelner Bruttaschen miteinander, wobei er sich auf die Angaben Stepanoffs und Zieglers stützt, irrtümlich, wie es aus der Textfigur *A* meiner Arbeit deutlich zu ersehen ist.

Auch was die Nahrung der *Cyclas*-Embryonen betrifft, schließt sich Wasserloos den beiden letztgenannten Forschern an, indem er annimmt, daß die großen Zellen der inneren Bruttaschenwand den Embryonen als Nahrung dienen, dem ich, wie es aus meiner Arbeit ersichtlich ist, keineswegs beistimmen kann.

Vielleicht ist der Grund dieser Meinungsverschiedenheit darin zu suchen, daß die meisten Forscher einzelne Kiemen in Schnitte zerlegt haben, während ich immer nur ganze Tiere untersucht habe, so daß in meinem Falle eine Verletzung der Bruttaschenwandung ganz ausgeschlossen war.

Literaturverzeichnis.

1898. De Bruyne, Sur l'intervention de la phagocytose etc. Archives de Biologie. T. XV.
1893. Janssens, Les branchies des Acéphales. La Cellule.
1855. Leydig, Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Cyclas. Müllers Archiv.
1910. Maziarsky, Sur les changements morphologiques de la structure nucléaire etc. Arch. f. Zellforschung. Bd. IV.
1895. Pelseneer, L'hermaphroditisme chez les Mollusques. Archives de Biologie. T. XIV.
1910. Poyarkoff, Incubation des embryons et régénération des branchies chez les Cyclas. Arch. de zoologie expérim. et générale. T. V.
1903. Ridewood, On the structure of the Gills of the Lamellibranch. Phil. Trans. Vol. CXCV B.
1910. Stauffacher, Beiträge zur Kenntnis von Kernstrukturen. Diese Zeitschrift. Bd. XCV. Hft. 1.
1865. Stepanoff, Über die Geschlechtsorganc und die Entwicklung von Cyclas cornea. Arch. f. Naturgeschichte. 31. Jahrg. Bd. I.
1885. Ziegler, Die Entwicklung von Cyclas cornea L. Diese Zeitschr. Bd. XLI.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXX.

Die Zeichnungen sind auf $^1/_2$ verkleinert.

Fig. 1. Äußere und innere Bruttaschenwand (*a.W* und *i.W*) von *Cyclas cornea*. *Bg.Str*, bindegewebige Stränge, die von der äußeren Wand zur inneren hinziehen. *, niedrige Zelle mit jungen ovalen Kernen. Alkohol-Formalingemisch mit Zusatz von Eisessig. Delafields Hämatoxylin mit Eosin. Comp. Oc. 8, Obj. Immers. 2 mm Ap. 1,40; Apochr. Zeiss. Auf der Höhe des Objekttisches gezeichnet.

Fig. 2. Eine Verdickung, die durch Verwachsen der einander zugekehrten Wandungen zweier verschiedener Kiemenblätter von *Cyclas cornea* (*K.bII* und *K.bII*) gebildet wird. Mitosen. Heranwachsen der Zahl der Nucleolen in den Kernen. Sublimat-Alkoholgemisch mit Zusatz von Eisessig, angewärmt. Delafields Hämatoxylin. Oc. 1, Leitz; Obj. Immers. 2 mm. Ap. 40 Apochr.; Zeiss.

Fig. 3. Auf die Verdickung unmittelbar folgender Teil der inneren Bruttaschenwandung von *Cyclas cornea.* Vielkernige Zellen, deren Kerne multinucleolär sind. *, Zelle mit einem polymorphen Kern und zwei ovalen Kernen. *St.s*, ausgebildeter Stäbchensaum. Sublimat-Alkoholgemisch mit Zusatz von Eisessig, angewärmt. Delafields Hämatoxylin und Eosin. Comp. Oc. 4; Obj. Immers. 2 mm. Ap. 1,40 Apochr.; Zeiss.

Fig. 4. Große Zelle aus der inneren Bruttaschenwandung von *Cyclas cornea* mit polymorphem Kern und ausgebildetem Stäbchensaum. *Chr.k*, Chromatinkörner im Plasma. *Ac. Gr*, acidophile Granulae (die Zeichnung ist leicht schematisiert — auf dem Präparate ist deren Zahl größer). Einige von Chromatinkörnern umgebene Nucleolen befinden sich an der Grenze zwischen Kern und Plasma. Sublimat-Alkoholgemisch mit Zusatz von Eisessig, angewärmt. Delafields Hämatoxylin. Comp. Oc. 4, Obj. Immers. 2 mm. Ap. 1,40. Apochr. Zeiss.

Fig. 5. Große Zellen aus der inneren Bruttaschenwandung von *Cyclas cornea* mit ausgebildetem Stäbchensaum und polymorphen Kernen, in denen Nucleolen verschiedener Form und Größe zu sehen sind. *S*, Secret. Sublimat-Alkoholgemisch mit Zusatz von Eisessig, angewärmt. Delafields Hämatoxylin und Eosin. Comp. Oc. 8, Obj. Imm. 2 mm. Ap. 1,40; Apochr. Zeiss.

Fig. 6. Zellen aus verschiedenen Stellen der inneren Wand einer Bruttasche von *Cyclas cornea.* *1, 2, 3,* Zellen, die sich zur sezernierenden Funktion anschicken; im Protoplasma — von Chromatinkörnern umgebene Nucleolen. *4*, eine große Zelle mit osmierten Körnern im Kern (die Körner sind auf der Zeichnung etwas größer dargestellt, als sie auf den Präparaten zu sehen sind). *Osm.k*, osmierte Körner an der Zellbasis; *ac. Gr*, Region der acidophilen Granulae; *Secr*, ausgebildetes Secret; *5*, zwei große miteinander verschmolzene Zellen, zwischen deren Kernen noch Protoplasma zu sehen ist. Im Zwischenraum zwischen diesen Zellen (*i. W.*) und der äußeren Wand (*a. W*) ist ein Blutkörperchen zu sehen. Flemmings Gemisch; starke Lösung. Safranin und Lichtgrün. Comp. Oc. 8; Imm. 2 mm. Ap. 1,40; Apochr. Zeiss. Auf der Höhe des Objekttisches gezeichnet.

Fig. 7. Große miteinander verschmolzene Zellen aus der inneren Bruttaschenwandung von *Cyclas cornea.* *, Zelle mit mehreren sich zur Verschmelzung anschickenden Kerne. Sublimat-Alkoholgemisch mit Zusatz einiger Tropfen von Salpetersäure. Delafields Hämatoxylin. Oc. 1, Leitz; Obj. Immers. 2 mm. Ap. 1,40, Apochr. Zeiss.

Fig. 8. Niedrige Zelle der inneren Bruttaschenwandung von *Cyclas cornea* mit drei jungen Kernen an der Zellbasis. Rest eines polymorphen Kernes an der Peripherie. Stäbchensaum vorhanden. Alcohol-Formalingemisch mit Zusatz von Eisessig. Delafields Hämatoxylin und Eosin. Comp. Oc. 8; Imm. 2 mm Ap. 1,40; Apochr. Zeiss. Auf der Höhe des Objekttisches gezeichnet.

Fig. 9. Übergang des drüsigen Epithels der inneren Bruttaschenwandung von *Cyclas cornea* in den aus flachen Zellen bestehenden Teil derselben. Alkohol-Formalingemisch mit Zusatz von Eisessig. Eisenhämatoxylin nach Heidenhain. Comp. Oc. 4; Obj. Imm. 4 mm. Ap. 1,40. Apochr. Zeiss.

Fig. 10. Eine große Zelle die in der Nähe der flachen Zellen der inneren Bruttaschenwandung von *Cyclas cornea* gelegen ist, mit typischen Blutkörperchen (*Bl.k*) im Zellkörper. Alkohol-Formalingemisch mit Zusatz von Eisessig. Delafields Hämatoxylin und Eosin. Comp. Oc. 8; Obj. Immers. 2 mm; Ap. 1,40; Apochr. Zeiss.

Fig. 11. Große Zelle aus der inneren Bruttaschenwandung von *Cyclas cornea* mit caryolytischem Kern. Die längliche Form der Zelle ist augenscheinlich durch Druck der Nachbarzellen entstanden. Sublimat-Alkoholgemisch mit Zusatz von Eisessig, angewärmt. Delafields Hämatoxylin. Comp. Oc. 8; Obj. Imm. 2 mm Ap. 1,40; Apochr. Zeiss. Auf der Höhe des Objekttisches gezeichnet.

Fig. 12. Große Zelle aus der inneren Bruttaschenwandung von *Cyclas cornea* mit pyknotischem Kern. Sublimat-Alkoholgemisch mit Zusatz von Eisessig, angewärmt. Delafields Hämatoxylin. Comp. Oc. 8; Obj. Imm. 2 mm-Ap. 1,40; Apochr. Zeiss. Auf der Höhe des Objekttisches gezeichnet.

Fig. 13. Schnitt durch einen Teil einer *Anodonta*-Kieme mit eingeschlossenem *Rhodeus*-Embryo. Der Schnitt hat den Embryo transversal getroffen. Sublimat-Eisessig. Delafields Hämatoxylin und Eosin. Oc. 1 Leitz; Obj. A. A. Zeiss.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.



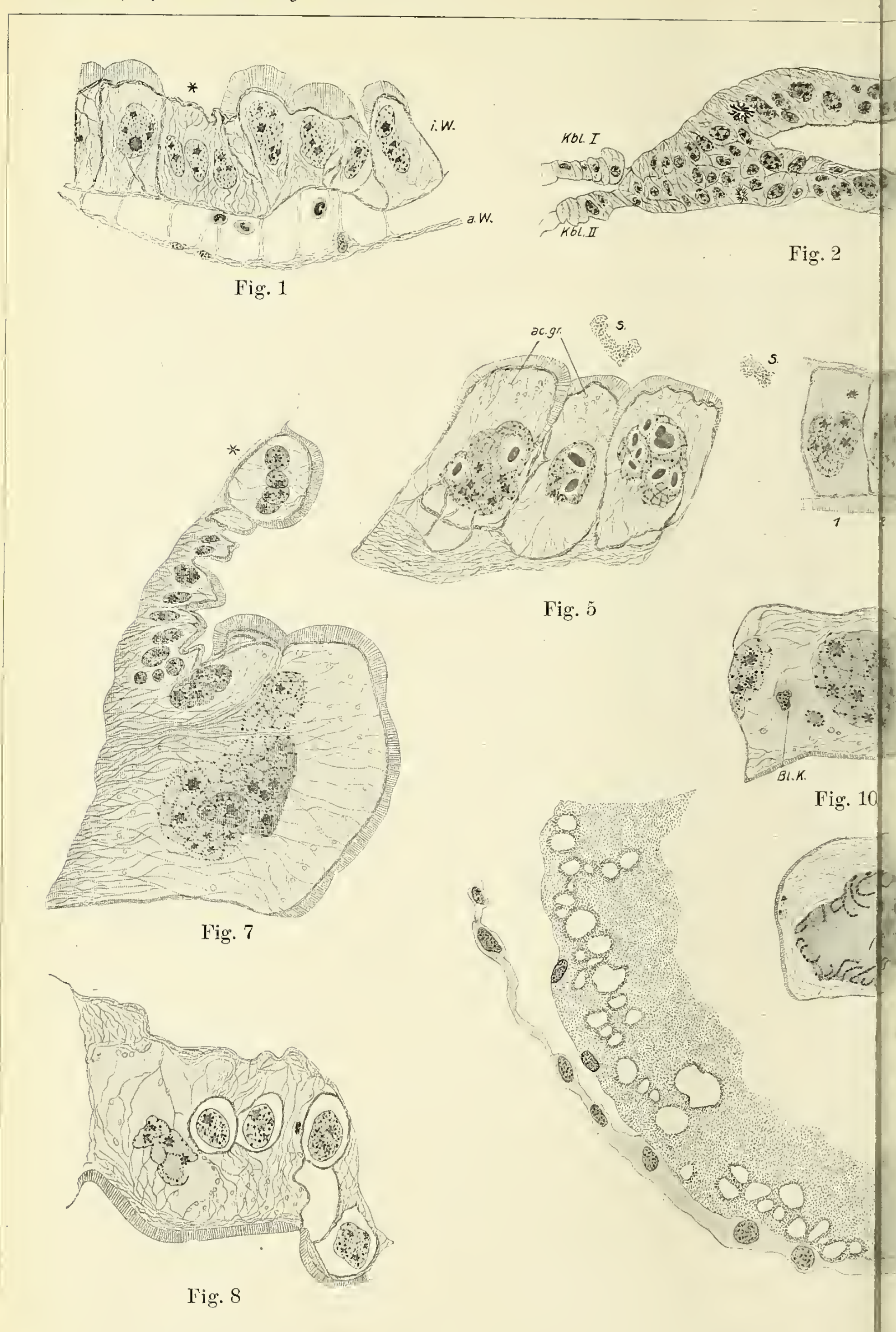


Fig. 1

Fig. 2

Fig. 5

Fig. 7

Fig. 8

Fig. 10

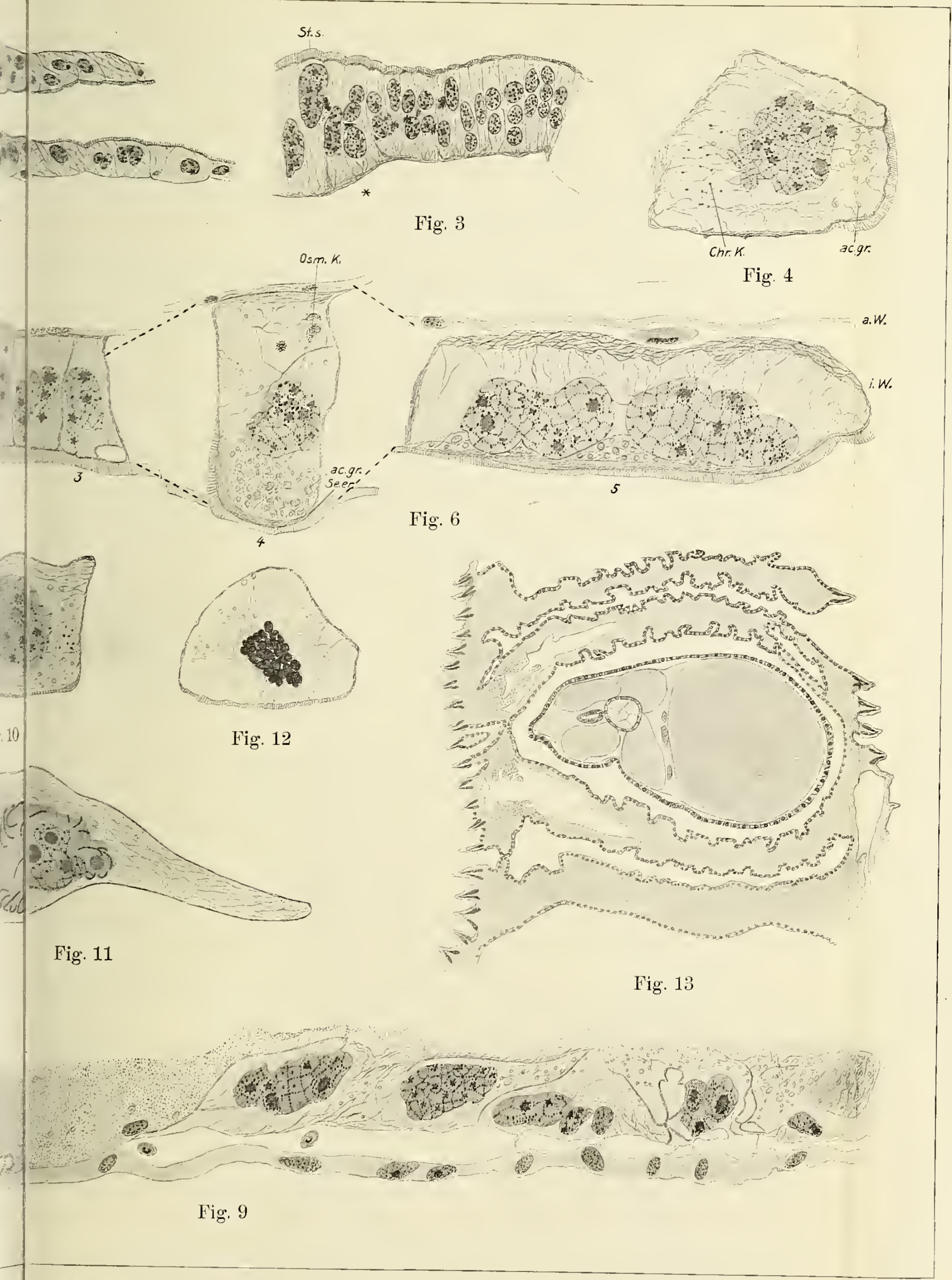


Fig. 3

Fig. 4

Fig. 6

Fig. 10

Fig. 12

Fig. 11

Fig. 13

Fig. 9

von Wilh 1 Engelmann in Leipzig.


BRITISH MUSEUM
Z
D
NATURAL HISTORY

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Ernst Ehlers

Professor a. d. Universität zu Göttingen



Achtundneunzigster Band

Erstes Heft

Mit 23 Figuren im Text und 12 Tafeln

LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1911

Ausgegeben den 23. Mai 1911

Inhalt

Seite

Emil Rohde, Histogenetische Untersuchungen. II. Ist die Chromatindiminution eine allgemeine Erscheinung der reifenden Zellen bezw. der sich entwickelnden Gewebe, der Prozeß der Reifeteilungen der Geschlechtszellen nur ein spezieller Fall dieses Vorganges und der definitive Verlust des Kernes bei den roten Blutzellen der Säuger das Endglied dieser Erscheinungsreihe? (Mit Tafel I—IV) 1

Heinrich H. Seidl, Beiträge zur Kenntnis centralasiatischer Tricladen. (Mit Tafel V—VII) 31

Richard Vogel, Über die Innervierung der Schmetterlingsflügel und über den Bau und die Verbreitung der Sinnesorgane auf denselben. (Mit 16 Figuren im Text und Tafel VIII—X) 68

Felix Rosen, Der Wimpertrichter der Lumbriciden. (Ein Beitrag zur Kenntnis der lymphoiden Organe.) (Mit 7 Figuren im Text und Tafel XI, XII) 135

Mitteilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, daß die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponierung der Zeichnungen ist darauf zu achten, daß der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung — Der Herausgeber

Wilhelm Engelmann. — **Ernst Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Vorlesungen über vergleichende Anatomie

von

Otto Bütschli

Professor der Zoologie in Heidelberg

In drei Lieferungen

Erste Lieferung: **Einleitung, vergleichende Anatomie der Protozoen, Integument und Skelet der Metazoen**

Mit den Textfiguren 1—264. VIII u. S. 1—401. Gr. 8. Geheftet ℳ 12.—.

Ein Werk von Bütschli wird immer das größte Interesse der Fachgenossen wachrufen. . .

Es ist aufs höchste zu begrüßen, daß hier wieder eine vergleichende Anatomie entstanden ist, welche Wirbellose und Wirbeltiere umfaßt. Die Durcharbeitung des Stoffs beruht auf einer Verfolgung der einzelnen Organsysteme durch die gesamte Reihe der Matazoen. Vorausgeschickt sind einleitende Abschnitte, von denen einer die Aufgabe der vergleichenden Anatomie und die für diese Wissenschaft charakteristischen Grundprobleme darlegt. Es ist mir aufgefallen, daß in Werken über vergleichende Anatomie eine Auseinandersetzung über Zweck und Absicht dieser Wissenschaft oft vollkommen fehlt. Hier ist sie in knapper, aber klarer und großzügiger Weise gegeben. Ein weiterer Abschnitt bringt einen Überblick über den Bauplan der Hauptgruppen des Tierreichs mit der wichtigsten Terminologie. Daran schließt sich eine tabellarisch knappe Zusammenfassung des Systems der Tiere.

Der 3. Abschnitt umfaßt eine knappe vergleichende Anatomie der Protozoen. Es läßt sich denken, daß dieser Abschnitt aus der Feder des Altmeisters der Protozoenforschung besonderes Interesse verdient. Die Darstellung ist meisterhaft und steht bei aller Vorsicht und Zurückhaltung im Urteil über schwebende Fragen vollkommen auf modernem Standpunkt.

. . . die meisten bisher existierenden vergleichenden Anatomien waren nicht besonders übersichtlich und nach didaktischen Gesichtspunkten abgefaßt. Gerade in dieser Richtung weist Bütschlis Buch besondere Vorzüge auf.

Da ein modernes Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, welches Wirbellose und Wirbeltiere umfaßt, in deutscher Sprache bisher vollkommen fehlte, wird dem vortrefflichen Buch eine weite Verbreitung bei Lernenden und Lehrenden an unseren Universitäten gesichert sein. F. Doflein.

(Biologisches Centralblatt. XXXI. Bd. Nr. 5. 1. März 1911.)

Zoologisches Praktikum

von

August Schuberg

In zwei Bänden

I. Band:

Einführung in die Technik des Zoologischen Laboratoriums

Mit 177 Abbildungen

XII u. 479 S. Gr. 8. Geheftet ℳ 11.—. In Leinen geb. ℳ 12.20.

Diesem Heft sind vom **Bibliographischen Institut** in **Leipzig** eine Ankündigung über die 4. Auflage von **Brehms Tierleben**, von **Georg Reimer** in **Berlin** eine Ankündigung über **Haeckel, Natürliche Schöpfungsgeschichte** und von **Ottmar Schönhuth Nachf.** in **München** ein **Katalog antiquarischer Werke** über **Vertebrata usw.** beigelegt.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Ernst Ehlers

Professor a. d. Universität zu Göttingen

Achtundneunzigster Band

Zweites Heft

Mit 77 Figuren im Text und 4 Tafeln



LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1911

Ausgegeben den 4. Juli 1911

Inhalt

Seite

Heinrich Rungius, Der Darmkanal (der Imago und Larve) von Dytiscus marginalis L. (Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers.) (Mit 74 Figuren im Text) 179

Gustav Fritsch, Beiträge zur Histologie des Auges von Pteropus. (Mit Tafel XIII) 288

Serge Kapzov, Untersuchungen über den feineren Bau der Cuticula bei Insekten. (Mit 3 Figuren im Text und Tafel XIV—XVI) 297

Mitteilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, daß die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponierung der Zeichnungen ist darauf zu achten, daß der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung
Wilhelm Engelmann.

Der Herausgeber
Ernst Ehlers.

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Diesem Heft ist eine Ankündigung von **Wilhelm Engelmann in Leipzig** über **Goldschmidt, Die Vererbungswissenschaft** beigelegt.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Ernst Ehlers

Professor a. d. Universität zu Göttingen

Achtundneunzigster Band

Drittes Heft

Mit 36 Figuren im Text und 7 Tafeln

LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1911

Ausgegeben den 1. August 1911

Inhalt

Seite
Iwan Sokolow, Über den Bau der Pantopodenaugen. (Mit 1 Figur im Text und Tafel XVII—XVIII) 339
Leopold Löhner und Heinrich Micoletzky, Über zwei neue pelagische Acölen des Golfes von Triest. (Convoluta pelagica und Monochoerus illardatus.) (Mit 6 Figuren im Text und Tafel XIX, XX) . 381
Karl Zick, Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklungsgeschichte der Genitalorgane bei Lepidopteren. (Mit 24 Figuren im Text und Tafel XXI, XXII) 430
Hch. Stauffacher, Neue Beobachtungen auf dem Gebiete der Zelle. Eine Ergänzung zu: »Beiträge zur Kenntnis der Kernstrukturen«. (Mit 5 Figuren im Text und Tafel XXIII) 478

Mitteilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, daß die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponierung der Zeichnungen ist darauf zu achten, daß der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung	Der Herausgeber
Wilhelm Engelmann.	**Ernst Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Diesem Heft ist eine Ankündigung von **Fr. Vieweg & Sohn** in **Braunschweig** über **Haecker, Vererbungslehre** beigelegt.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und Albert v. Kölliker

herausgegeben von

Ernst Ehlers

Professor a. d. Universität zu Göttingen

Achtundneunzigster Band

Viertes Heft

Mit 4 Figuren im Text und 7 Tafeln



LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1911

Ausgegeben den 10. Oktober 1911

Inhalt

Seite

V. Faussek, Vergleichend-embryologische Studien. (Zur Frage über die Bedeutung der Cölomhöhlen.) (Mit Tafel XXIV—XXVII) 529

Hermann Pointner, Beiträge zur Kenntnis der Oligochaetenfauna der Gewässer von Graz. (Mit 3 Figuren im Text und Tafel XXVIII und XXIX) 626

Helene Schereschewsky, Struktur und Bildung der Bruttaschen bei Cyclas cornea L.. (Mit 1 Figur im Text und Tafel XXX) 677

Mitteilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, daß die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponierung der Zeichnungen ist darauf zu achten, daß der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung **Wilhelm Engelmann.** — Der Herausgeber **Ernst Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

BIOMETRIKA

A Journal for the Statistical Study of Biological Problems

Founded by **W. F. R. WELDON, FRANCIS GALTON** and **KARL PEARSON**

Edited by **KARL PEARSON**

Contents of Vol. VIII, Parts I and II. (July 1911)

I. A Third Co-operative Study of *Vespa Vulgaris*. Comparison of Queens of a Single Nest with Queens of the General Autumn Population. By E. Y. Thomson, Julia Bell, M.A., and Karl Pearson, F.R.S. (With two Diagrams in the text)

II. Pigmentation of the Hair and Eyes of Children suffering from the Acute Fevers: its Effect on Susceptibility, Recuperative Power, and Race Selection. By David Macdonald, M. B., Ch. B.

III. First Results from the Oxford Anthropometric Laboratory. By E. Schuster, D.Sc. (With one Diagram in the text)

IV. On the Correlation between Somatic Characters and Fertility. Illustrations from the Involucral Whorl of *Hibiscus*. By J. Arthur Harris, Ph.D. (With one Diagram in the text)

V. Anthropometry of Modern Egyptians. By J. I. Craig, M.A., F.R.S.E. (With two Diagrams in the text)

VI. The Teacher's Estimation of the General Intelligence of School Children. By H. Waite, M.A.

VII. On the Significance of the Teacher's Appreciation of General Intelligence. By Walter H. Gilby, B.Sc., assisted by Karl Pearson, F.R.S. (With one Diagram in the text)

VIII. The Danger of Certain Formulæ suggested as Substitutes for the Correlation Coefficient. By David Heron, D.Sc. (With seven Diagrams in the text)

XI. Cranial Type Contours. By the late R. Crewdson Benington, M.D., prepared for press by Karl Pearson, F.R.S. (With thirty-two Plates in the text, and thirty-two copies on tissue in pocket)

X. The Opsonic Index. "Mathematical Error and Functional Error." By Karl Pearson, F.R.S. (With nine Diagrams in the text)

Miscellanea.

Biometrika appears about four times a year. A volume containing about 500 pages, with plates and tables, is issued annually.

The Subscription price, payable in advance, is 30*s. net* per volume (post free); single numbers, 10*s. net.* Volumes I—VII (1902—10) complete, 30*s. net* per volume. Bound in Buckram, 34*s.* 6*d net* per volume. Index to Volumes I to V, 2*s. net.* Subscriptions may be sent to C. F. CLAY, Cambridge University Press, Fetter Lane, London, E. C., either direct or through any bookseller.

Till further notice new subscribers to Biometrika may obtain Volumes I—VII together for £ 8 *net* or bound in Buckram for £ 10 *net.*

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

